9

ÜBER DEN BAU

UND DIE

ENTWICKLUNG DER LINSE

VON

DR. CARL RABL

o. ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VORSTAND DES ANATOMISCHEN INSTITUTS
DER DEUTSCHEN UNIVERSITÄT PRAG

MIT 14 LITHOGRAPHIERTEN TAFELN UND 132 FIGUREN
IM TEXT

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1900.

Separat-Abdruck aus: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie,
Bd. LXIII, LXV u. LXVII.

Vorwort.

Am Ende einer Arbeit ist man immer klüger, als am Anfang. Daraus ergiebt sich die Lehre, dass man eine Arbeit erst veröffentlichen soll, wenn sie in allen ihren Theilen fertig ist. Dies war auch ursprünglich meine Absicht; aber äußere Umstände haben mich gezwungen, diese Absicht fallen zu lassen. Wer sich der Vorgänge erinnert, die sich in den letzten Jahren in Prag abgespielt haben, wird das begreifen. Ich war gerade im Begriff, das Kapitel über die Amphibienlinse abzuschließen, als Ende November 1897 die bekannten Unruhen hereinbrachen. Das deutsche anatomische Institut war eines der ersten, gegen die sich die Wuth des Pöbels kehrte. Ich konnte nur mit Mühe mein Mikroskop und meine mikroskopischen Präparate in Sicherheit bringen. Da ich nicht wissen konnte, ob und wann ich im Stande sein würde, die Arbeit fortzusetzen, entschloss ich mich, die beiden ersten Kapitel als I. Theil zu veröffentlichen. Das anatomische Institut hatte dann durch volle fünf Monate militärische Besatzung. Wenn aber auch unter dem Schutze der Bajonette die Arbeit wieder aufgenommen werden konnte, so wollte sich doch das Gefühl der Ruhe und Sicherheit lange nicht wieder einstellen. So entschloss ich mich denn, die beiden Kapitel über die Linse der Reptilien und Vögel als II. Theil herauszugeben. Den III. Theil habe ich im Sommer 1899 fertig gestellt. Die drei Theile sind in den Bänden LXIII, LXV und LXVII der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erschienen; sie sind hier zu einem Bande zusammengefasst.

Wäre die Arbeit gleich als Ganzes veröffentlicht worden, so hätte ich nicht nöthig gehabt, nachträglich einige Korrekturen anzubringen. Übrigens sind dieselben nicht zahlreich und nicht sehr

wichtig. So habe ich in dem Kapitel über die Linse der Selachier gesagt, dass ich hier die größte Zahl von Radiärlamellen gefunden habe, die mir überhaupt begegnet sei. Aus dem Kapitel über die Säugethierlinse geht aber hervor, dass hier bei einigen Arten noch größere Zahlen vorkommen. — Ferner habe ich aus den Befunden an Amphibienlinsen geschlossen, dass die Kerne der Linsenfasern schwinden, sobald diese ihre größte Länge erreicht haben. So sehr dies für die Amphibienlinse zutrifft, so lässt es sich doch nicht in der Weise verallgemeinern, als ich Anfangs glaubte. Ich habe später Reptilien- und Vogellinsen gefunden, in welchen selbst die innersten Fasern noch Kernreste enthalten; ja, beim Chamäleon enthalten nicht bloß alle Linsenfasern Kerne, sondern es sind auch die Kerne der innersten Fasern noch reich an chromatischer Substanz. — Endlich habe ich bei der Beschreibung der Linse der Vögel, wie mir scheint, etwas zu starken Nachdruck auf die den Ciliarfortsätzen entsprechenden Einsenkungen am Äquator gelegt. Ich habe mich dabei hauptsächlich durch die Litteraturangabe leiten lassen, dass den Vögeln eine Zonula im strengen Sinne des Wortes fehle. Nach meinen Erfahrungen über den Bau der Linse der Primaten und über die Beziehung der meridionalen Leisten am Äquator zu den Zonulafasern möchte ich jetzt auch die Leisten der Vogellinsen für das Primäre, die Furchen zwischen denselben für das Sekundäre halten und glauben, dass die Frage nach der Existenz einer Zonula im Auge der Vögel noch nicht hinlänglich aufgeklärt sei. — Das ist so ziemlich Alles, was ich nachträglich zu korrigiren habe.

Seit dem Erscheinen des I. Theiles meiner Arbeit bin ich von vielen Seiten nach den Untersuchungsmethoden gefragt worden. Da mir sehr daran liegt, meine Beobachtungen von anderer Seite bestätigt zu sehen, will ich darüber ein paar Worte sagen.

Von allen Fixirungsflüssigkeiten, die ich versuchte, eignen sich, meiner Erfahrung nach, Sublimatgemische (Sublimat-Platinchlorid und Sublimat-Pikrinsäure) für die Linse am besten. Man verfährt bei der Fixirung so, wie dies im Texte dieser Arbeit an mehreren Stellen angegeben ist. In der Art der Fixirung und Härtung liegt übrigens nicht die Schwierigkeit der Untersuchung; die Schwierigkeit beginnt erst, wenn man eine Linse schneiden will. Bettet man sie in Paraffin ein und schneidet man sie in der üblichen Weise, so

brechen beim Schneiden die Schnitte in tausend Stücke; gewöhnlich bekommt man statt zusammenhängender Schnitte ein feines Pulver, das sich natürlich nicht zur Untersuchung eignet. Diesem Übelstand kann man aber in sehr einfacher Weise abhelfen. Man braucht nur nach jedem Schnitte die Schnittfläche des Paraffinblockes mittels eines Pinsels mit heißem Paraffin zu bestreichen. Auf diese Weise erhält man ganz tadellose, zusammenhängende Schnitte. Ich habe dies schon in einem kleinen Aufsatze des XI. Bandes der »Zeitschr. für wiss. Mikroskopie« kurz mitgetheilt.

Im Detail wäre dazu noch Folgendes zu bemerken. Um die zu rasche Abkühlung des Paraffins, das man zum Bestreichen der Schnittfläche verwendet, zu verhindern, setzt man dasselbe in einer Abdampfschale auf ein Wasserbad, das man zuvor auf 80—90° erwärmt hat. Das Paraffin muss mit einem breiten, weichen Pinsel aufgetragen werden. Man darf nicht zu viel Paraffin in den Pinsel nehmen und muss schnell über die Schnittfläche hinwegstreichen. Dadurch überzieht man diese mit einer dünnen, sofort erstarrenden Paraffinschicht. Von Zeit zu Zeit muss das Paraffin filtrirt werden. — Kleine Linsen können mit quergestelltem, große müssen mit schiefgestelltem Messer geschnitten werden. Außerdem müssen große Linsen, namentlich solche von Säugethieren, ausgebohrt werden. Nur von ganz jungen Thieren lassen sich auch hier die inneren Theile der Linse, der sogenannte Kern derselben, gut schneiden. Das Ausbohren darf erst geschehen, wenn die Linsen in Paraffin eingebettet sind; man trägt dann ein Stück des Paraffins ab und schneidet das Innere der Linse mit einem langen, schmalen Messer oder in anderer Weise aus. Ich habe mir dazu eigene, lanzettförmige Instrumente anfertigen lassen; übrigens kommt es auf die Art des verwendeten Instrumentes nicht an; nur ein Bohrer ist dazu ganz ungeeignet. Das Loch, das beim Ausbohren entsteht, wird mit Paraffin ausgegossen. — Die Schnitte klebe ich mit Nelkenölkollodium auf.

Was das Färben betrifft, so ist darüber wenig zu sagen. Meistens habe ich die Linsen in toto gefärbt; aber man kann auch die Schnitte auf dem Objektträger in der gewöhnlichen Weise färben.

Der beschriebenen Methode des Schneidens verdanke ich die Mehrzahl der in dieser Arbeit mitgetheilten Resultate. Ich brauche kaum zu erwähnen, dass sie auch auf andere Objekte Anwendung finden kann. —

Zum Schlusse muss ich noch allen Jenen danken, die mich — namentlich bei der Beschaffung des Materials — in so liebenswürdiger Weise unterstüzt haben. Es sind dies die Herren: H. Chiari, A. Fischel, E. H. Hering und H. Rex in Prag, H. Rabl, H. Reichel, J. Schaffer und Fr. Werner in Wien, Fr. Kopsch, P. Matschie, Möbius und H. Virchow in Berlin, F. Reinke in Rostock, J. Gruber in Bad Gastein und P. Mayer in Neapel. Ganz besonders aber bin ich meinen Freunden H. K. Corning in Basel und Ferd. Hochstetter in Innsbruck zu Dank verpflichtet. Ihrer treuen, nimmer müden Freundschaft habe ich es in erster Linie zu danken, dass die Arbeit in verhältnismäßig so kurzer Zeit zum Abschlusse gebracht werden konnte.

Prag, 15. Oktober 1899.

C. Rabl.

Inhalts-Verzeichnis.

Einleitung.

In seiner »Organologie des Auges« macht R. LEUCKART[1] auf die innigen Wechselbeziehungen aufmerksam, welche zwischen der Schnelligkeit der Bewegung und dem Sehvermögen der Thiere bestehen. Je größer die Schnelligkeit eines Thieres ist, um so vollkommener ist auch im Allgemeinen sein Sehvermögen. Wie LEUCKART mit Recht betont, ist dies eine physiologische Nothwendigkeit und lässt sich schon aus der Natur der Gesichtswahrnehmungen ohne Weiteres ableiten.

Nun hängt aber das Sehvermögen in erster Linie von der Ausbildung der Augen ab, und dementsprechend treffen wir die vollkommensten Augen bei den schnellsten, die unvollkommensten bei den langsamsten Thieren. Wir dürfen aber noch einen Schritt weiter gehen. Es ist klar, dass ein noch so vollkommenes Auge nichts nützen würde, wenn nicht zugleich die nervösen Centralorgane, zu denen die Sehnervenfasern führen, gleich gut ausgebildet wären. Und da in dieser Hinsicht in erster Linie das Mittelhirn in Betracht kommt, so dürfen wir bei den raschen Thieren ein gut entwickeltes, bei den langsamen ein minder ausgebildetes Mittelhirn erwarten. Diese Erwartung trifft auch in der That vollkommen zu. Freilich ist es schwer, bei erwachsenen Thieren die relative Größe und Ausbildung des Mittelhirns, seine Beziehung zur Größe und Ausbildung der Augen, mit wünschenswerther Genauigkeit abzuschätzen. Dagegen gelingt dies verhältnismäßig leicht bei Embryonen.

[1] RUD. LEUCKART, Organologie des Auges. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von A. GRAEFE und TH. SAEMISCH. I. Bd. Leipzig 1874.

Das Mittelhirn liegt bekanntlich der Scheitelkrümmung zu Grunde, und je größer dasselbe ist, um so stärker springt die Scheitelkrümmung hervor. Bei den Embryonen und Larven der Petromyzonten ist das Mittelhirn klein, unansehnlich, und eine Scheitelkrümmung fehlt so gut wie vollständig. Damit steht auch die sehr geringe Größe und mangelhafte Ausbildung der Augen in innigem Zusammenhang. Eine Scheitelkrümmung tritt zuerst bei den Selachiern auf; das Mittelhirn wölbt sich hier schon bei ganz jungen Embryonen mächtig hervor, und im Zusammenhang damit erreichen auch die Augen bald eine beträchtliche Größe. Viel geringer ist die Scheitelkrümmung der Amphibien und damit stimmt auch die verhältnismäßig geringe Größe ihrer Augen überein. Vielleicht besitzen unter allen gnathostomen Wirbelthieren die Urodelen die kleinsten Augen. Dagegen sind die Amnioten hinwieder durchweg durch eine gut entwickelte Scheitelkrümmung ausgezeichnet. Am wenigsten springt sie bei den Säugethieren, am stärksten bei den Vögeln hervor, die überhaupt die stärkste Scheitelkrümmung und das mächtigste Mittelhirn unter allen Wirbelthieren besitzen. Dem entspricht auch die Größe der Augen. Diese ist bei den Vögeln am bedeutendsten, bei den Säugethieren am geringsten.

Von dem allgemeinen Satze, dass mit der Größe und Ausbildung der Augen die Scheitelkrümmung wächst, machen nur die Teleostier und vielleicht auch die Ganoiden eine Ausnahme. Bei ihnen ist die Scheitelkrümmung sehr klein, so klein, dass sie einmal von einem Embryologen ganz in Abrede gestellt werden konnte, und doch sind die Augen schon bei ganz jungen Embryonen sehr groß und gut ausgebildet. Das Missverhältnis ist indessen nur ein scheinbares. Denn Jeder, der das Gehirn der Knochenfisch- oder Ganoidenembryonen kennt, weiß, dass trotz der mangelhaften Scheitelkrümmung das Mittelhirn doch schon frühzeitig mächtig ausgebildet ist. Dass das Mittelhirn hier keine oder nur eine geringe Wölbung hervortreibt, hat lediglich den Grund in den eigenthümlichen Organisationsverhältnissen des Vorderhirns. Hier ist bekanntlich das Pallium zu einer dünnen epithelialen Platte reducirt, während andererseits die basalen Theile mächtig entfaltet sind. Durch diese mit einer entsprechenden Streckung verbundene, mächtige Ausbildung der ventralen Theile des Vorderhirns wird die Hervorwölbung der dorsalen Hälfte des Mittelhirns, welche sonst eine Scheitelkrümmung erzeugen müsste, mehr oder weniger ausgeglichen.

So sehen wir, dass Mittelhirn und Auge in ihrer Ausbildung bei

allen Wirbelthieren Hand in Hand gehen. Dabei ist es gewiss von Interesse, dass schon in der Organisation ganz junger Embryonen die Lebensverhältnisse der erwachsenen Thiere zum Ausdrucke kommen.

Eine ganz andere Erklärung erfordern die anderen Krümmungen des embryonalen Körpers, und wenn diese auch zu dem Gegenstande dieser Abhandlung in keiner Beziehung stehen, so will ich sie doch im Anschlusse an das über die Scheitelkrümmung Gesagte hier kurz besprechen. Es dürfte dies um so mehr am Platze sein, als die bisherigen Erklärungsversuche, wie mir scheint, durchaus unzureichend sind.

Was zunächst die Nackenkrümmung betrifft, so ist bekannt, dass sie sich etwas später, als die Scheitelkrümmung entwickelt, und dass sie ziemlich genau der Grenze zwischen Kopf und Nacken entspricht. So wie der Scheitelkrümmung das Mittelhirn zu Grunde liegt, liegt der Nackenkrümmung das Hinterende der Medulla oblongata zu Grunde. Und doch kann diese nicht das veranlassende Moment der Krümmung sein; denn sonst müsste die Nackenkrümmung gerade bei den niedersten Thieren, bei denen die Medulla oblongata die relativ stärkste Ausbildung zeigt, auch am stärksten entwickelt sein. Nun finden wir aber im Gegentheil, dass den niederen Wirbelthieren bis zu den Amphibien hinauf die Nackenkrümmung vollkommen fehlt. Auch bei den Amphibien ist sie, wenn überhaupt vorhanden, nur eben angedeutet. Gut entwickelt ist sie erst bei den Amnioten. Aber auch hier ist der Grad ihrer Ausbildung sehr verschieden. Am wenigsten ist sie bei den Reptilien ausgeprägt, viel besser bei den Säugethieren, und am stärksten bei den Vögeln[1]. Sie kommt demnach nur denjenigen Wirbelthieren zu, welche einen Hals besitzen; sie fehlt den Cyclostomen und Fischen vollständig, ist

[1] Darüber sind indessen die Ansichten getheilt. So schreibt MINOT (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig 1894, p. 617): »Bei den Ichthyopsiden ist sie (die Nackenkrümmung) nur sehr schwach ausgebildet, stärker bei den Vögeln und Reptilien, ihr Maximum erreicht sie jedoch erst bei den Säugethieren, und speciell beim Menschen.« Dass die Nackenkrümmung nicht, wie MINOT meint, bei den Säugethieren und speciell beim Menschen stärker ausgeprägt ist, als bei den Vögeln, davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man eine Zeichnung eines Säugethierembryo, am besten eines menschlichen Embryo aus dem Ende der vierten oder dem Anfang der fünften Woche, neben eine solche eines Hühner- oder Entenembryo legt. Die Täuschung, in welche MINOT und lange vor ihm, wenn ich nicht irre, schon RATHKE verfallen ist, konnte dadurch hervorgerufen werden, dass die Nackenkrümmung bei den Vögeln einen mehr gleichmäßigen Bogen bildet, während sie sich zugleich über eine viel größere Strecke ausdehnt, als bei den Säugethieren.

bei den Amphibien, die bekanntlich nur einen Halswirbel besitzen, sehr wenig entwickelt, tritt bei den Reptilien deutlicher auf und ist bei den Vögeln, die unter allen Wirbelthieren den längsten Hals besitzen, am stärksten ausgeprägt. Unter den Vögeln ist bei der Ente der Nacken stärker gekrümmt, als beim Huhn, und unter den Säugethieren zeigen, so viel bekannt[1], die Cetaceen die geringste Nackenkrümmung. Es muss also wohl in der Art der Entwicklung des Halses das ursächliche Moment für das Zustandekommen der Nackenkrümmung zu suchen sein.

Nun ist der Hals entwicklungsgeschichtlich ein sehr komplicirter Körpertheil[2]. Er baut sich aus Theilen des Kopfes und Theilen des Rumpfes auf; wenn auch im Detail Manches dagegen eingewendet werden kann, so darf man doch im Allgemeinen sagen, dass sich am Hals Kopf und Rumpf in der Weise über einander schieben, dass die dorsale Hälfte des Halses, der Nacken, vom Rumpfe aus entsteht, während die ventrale Hälfte, der Hals im engeren Sinne, vom Kopf aus den Ursprung nimmt. Diese ventrale Hälfte des Halses besteht zunächst nur aus dem zweiten und den diesem folgenden Kiemenbogen; sie ist also Anfangs sehr viel weniger ausgedehnt, als die dorsale Hälfte, die von sehr frühen Stadien an aus einer größeren oder geringeren Zahl von Rumpfsegmenten, die ungefähr der Zahl der späteren Segmente des Halses entspricht, zusammengesetzt ist. Es ist also gewissermaßen der Rumpftheil des Halses um den Kopftheil herumgebogen, und zwar um so mehr, je größer das Missverhältnis zwischen beiden ist, oder, mit anderen Worten, je größer die Zahl der Segmente des Halses und je kleiner die Zahl der Kiemenbogen ist. Dieses Missverhältnis gleicht sich später allmählich aus, indem das Kiemenbogengebiet an Ausdehnung mehr und mehr gewinnt. Dabei spielt bekanntlich vor Allem der zweite Kiemenbogen eine wichtige Rolle, indem er die folgenden überwächst und sich allmählich gegen die Brust vorschiebt. In demselben Maße, als sich das Missverhältnis ausgleicht, streckt sich die Nackenkrümmung, um endlich zu verschwinden.

Was die sogenannte Brückenkrümmung betrifft, so ist dieselbe gegenwärtig noch ziemlich schwer zu erklären. Ich möchte sie am

---

[1] Vgl. GUSTAV GULDBERG und FRIDTJOF NANSEN, On the development and structure of the Whale. — I. On the development of the Dolphin. Bergens Museum. V. 1894.

[2] Vgl. meinen Vortrag »Zur Bildungsgeschichte des Halses« in der »Prager medicin. Wochenschrift« 1886, Nr. 52.

ehesten mit der Ausbildung des Kleinhirns in causalen Zusammenhang bringen; denn es scheint, dass sie bei jenen Formen am frühesten und stärksten entwickelt ist, welche das größte Kleinhirn besitzen[1].

Die Schwanzkrümmung endlich bietet dem Verständnisse kaum irgend welche Schwierigkeiten. Es bleibt ja bekanntlich bei allen Wirbelthieren die ventrale Hälfte der Caudalregion im Wachsthum gegen die dorsale zurück, und man kann sogar vielleicht schon bei den Cyclostomen eine erste Andeutung einer Schwanzkrümmung erkennen. Bei dem Zustandekommen dieser Krümmung spielt aller Wahrscheinlichkeit nach die Rückbildung des postanalen Darmes eine nicht unwichtige Rolle.

Aus dem Gesagten geht wohl mit Sicherheit hervor, dass wir für die verschiedenen Krümmungen verschiedene Causalmomente in Rechnung zu ziehen haben, und dass es nicht angeht, alle von einem und demselben Gesichtspunkte aus erklären zu wollen.

Wie erwähnt, sind verschiedene Versuche gemacht worden, die Krümmungen zu erklären. So hat RATHKE[2] die Scheitel- und Nackenkrümmung aus dem Umstande ableiten zu sollen gemeint, dass das Achsenskelet vor dem proximalen Ende der Chorda und an der Grenze zwischen Schädel und Wirbelsäule eine größere Nachgiebigkeit besitze; in Folge dessen sollen an diesen Stellen Knickungen entstehen, die dann auch am Hirn zum Ausdruck kommen. KÖLLIKER[3] erblickt die Ursache der Krümmungen in Wachsthumsdifferenzen zwischen der dorsalen und ventralen Hälfte des Körpers. Er schreibt: »Was die Ursache dieser Krümmungen im Allgemeinen anlangt, so werden dieselben unstreitig dadurch bedingt, dass der Rücken und vor Allem das centrale Nervensystem .... mehr als die Theile der Bauchseite wachsen, wodurch der Embryo nothwendigerweise nach dem Rücken zu konvex wird. Später rücken dann diese Theile im Wachsthum langsamer vor und beginnen die Organe der Ventralseite sich zu entwickeln, worauf dann der Embryo gewissermaßen sich aufrollt.« In ähnlicher Weise erklärt HIS[4] die Krümmungen als die Folgen seines »Princips ungleichen Wachsthums« und erläutert sie an den Form-

[1] Vgl. die ähnlich lautenden Angaben von HIS in »Unsere Körperform«. Leipzig 1874. p. 107.

[2] Citirt nach O. SCHULTZE, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.

[3] A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1879. p. 256.

[4] W. HIS, l. c. p. 93 ff.

veränderungen einer sich biegenden elastischen Röhre. Dieser Auffassung schließt sich MINOT[1] vollinhaltlich an, indem er den Gegenstand mit der kurzen Bemerkung abthut: »Die Entstehungsursache aller Gehirnkrümmungen ist natürlich das ungleiche Wachsthum der verschiedenen Theile des Kopfes.« Auch O. HERTWIG[2] geht über die Krümmungen des Embryo mit ein paar kurzen Bemerkungen hinweg. Er schreibt: »Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie von grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem starken Längenwachsthum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Theilen auszeichnet.« Nun wird es gewiss Niemandem in den Sinn kommen, die Thatsache des ungleichen Wachsthums in Zweifel zu ziehen; aber man darf nicht glauben, eine entwicklungsgeschichtliche Erscheinung dadurch, dass man sie auf das ungleiche Wachsthum der einzelnen Theile des embryonalen Körpers zurückführt, zu »erklären«; man giebt damit keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung des thatsächlichen Verhaltens. —

Es wurde früher auf das Wechselverhältnis zwischen der Schnelligkeit eines Thieres und der Ausbildung seiner Augen aufmerksam gemacht und gezeigt, dass der Grad der Ausbildung der Augen wieder in der Entwicklung des Mittelhirns zum Ausdrucke kommt. Die Differenzen in der Größe der Augen und des Mittelhirns treten aber, wie gezeigt wurde, bei den verschiedenen Thieren schon so frühzeitig in die Erscheinung, dass sie einen wesentlichen Einfluss auf die Formverhältnisse der Embryonen nehmen.

Auf den folgenden Blättern soll nun gezeigt werden, dass an der Vervollkommnung des Auges auch die Linse einen sehr wesentlichen Antheil nimmt. Da aber der feinere Bau der Linse nur aus ihrer Entwicklung verständlich wird, so habe ich der Darstellung des Baues der fertigen Linse jedes Mal eine kurze Darstellung ihrer Entwicklung vorausgeschickt. Wenn auch bekanntlich über den Bau und die Entwicklung der Linse sehr zahlreiche Arbeiten vorliegen und es fast den Anschein haben könnte, dass nichts wesentlich Neues mehr gesagt werden könne, so hoffe ich doch, dass sich der Leser bald vom Gegentheil überzeugen wird.

Es würde mir nicht sehr schwer fallen, eine ziemlich vollständige

[1] MINOT, l. c. p. 617.

[2] O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena 1893. Ähnliche Angaben, wie in den citirten Lehrbüchern, finden sich noch in mehreren anderen.

Darstellung der Entwicklung des ganzen Auges zu geben, wenigstens eine vollständigere, als sie bisher gegeben wurde. Obwohl dies Anfangs meine Absicht war, bin ich doch davon bald zurückgekommen, einmal, weil ich die Zahl der Tafeln, die ohnedies eine ziemlich große ist, um mindestens das Doppelte hätte vermehren müssen, dann auch, weil mich eine solche Arbeit von meinen anderen Arbeiten von mehr allgemein morphologischem Interesse allzusehr abgelenkt hätte. Indessen konnte ich doch nicht umhin, zuweilen eine Ausnahme zu machen.

I. Selachier.

A. Entwicklung. Meine Beobachtungen beziehen sich in erster Linie auf Pristiurus melanostomus; außerdem habe ich einige Stadien von Torpedo marmorata und ocellata untersucht.

Der jüngste Pristiurusembryo, an dem etwas von einer Linsenanlage zu sehen war, hatte 45 Urwirbel. Zur Orientirung über die Entwicklung anderer Sinnesorgane theile ich mit, dass die Gehörgrube ihre größte Tiefe erreicht hatte, dass aber ihre Eingangsöffnung noch keine Tendenz zeigte, sich zu verkleinern. Die Nasengrube war seicht und von einem dicken, einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet. — Die Linsenanlage gab sich als eine eben merkbare Verdickung des Ektoderms über der Mitte der Augenblase zu erkennen (Taf. XXVIII, Fig. 1 *l*); die Zellen lagen aber noch in einfacher Schicht. Ventral von dieser Stelle wurde das Ektoderm zunächst wieder etwas niedriger, um sich aber alsbald wieder in sehr auffälliger Weise zu verdicken und zugleich zu einer kleinen, flachen Grube, der Nasengrube (*ng*), einzusenken. Die Augenblase legte sich dem Ektoderm dicht an und war hier deutlich abgeflacht. Zwischen ihr und dem Ektoderm fand sich ein sehr feiner, vollkommen zellenfreier Spaltraum. In der Wand der Augenblase waren zahlreiche Theilungsfiguren zu sehen, die alle an der dem Lumen zugewendeten Seite gelegen waren. Über den Stiel der Blase zog der Trigeminus hinweg, der auf dem abgebildeten Schnitte zweimal getroffen ist bei *tr* und *tr'*). An der medialen Seite von *tr* sieht man (bei *m*) eine solide Zellmasse, die sich, wie die benachbarten Schnitte lehren, in die Wand der ersten Kopfhöhle fortsetzt. — Vier andere Serien durch gleichalterige Embryonen zeigten wesentlich dasselbe Verhalten.

Bei einem Embryo mit 49—50 Urwirbeln ist die Linsenplatte erheblich dicker und in der Mitte zugleich deutlich mehrschichtig geworden (Fig. 2). Dass sie in der That mehrschichtig ist, geht

nicht bloß aus der Lagerung und Anordnung der Kerne, sondern ganz besonders aus der Stellung der Theilungsfiguren hervor. Bekanntlich[1] rücken in einschichtigen Epithelien, wenn dieselben auch noch so hoch sind, die Kerne, so bald sie sich zur Theilung anschicken, stets gegen die freie Seite des Epithels, ein Umstand, der zweifellos mit der unlängst von M. HEIDENHAIN[2] nachgewiesenen Lage der Centrosomen in der Nähe des freien Endes der Zellen zusammenhängt. Nun trifft man zwar auch jetzt, in der verdickten Linsenplatte, einzelne Theilungsfiguren dicht unter der Oberfläche des Epithels; andere dagegen, — und dies ist eben von entscheidender Bedeutung, — sind mehr oder weniger tief unter der Oberfläche gelegen. Dies ist auch bei den beiden Tochtersternen oder Tochterknäueln der abgebildeten Figur der Fall. — Die Linsenplatte ist nach außen plan, nach innen konvex. An ihrer Außenfläche ist ab und zu (so z. B. an der linken Seite des Embryo, dem der Schnitt der Fig. 2 entnommen ist) eine Spur einer Einsenkung zu sehen. Ihre Innenfläche legt sich in eine kleine Delle der Augenblase hinein. Diese zeigt also den Beginn einer Einstülpung; ihre mediale Wand ist nicht unerheblich dünner als die laterale.

Noch dicker ist die Linsenplatte bei einem Embryo von 52 Urwirbeln (Fig. 3); zugleich zeigt sie eine deutliche, wenn auch seichte grubenförmige Einsenkung. Die Vermehrung der Zellen ist jetzt augenscheinlich eine ungemein lebhafte; dort, wo die Platte am dicksten ist, trifft man Theilungsfiguren in allen Schichten. — Die Augenblase ist jetzt so tief eingestülpt, dass es wohl schon erlaubt ist, von einer sekundären Augenblase zu sprechen. Die beiden Schichten derselben sind, wie früher, von verschiedener Dicke. — An einem anderen, nur um etwas weniges älteren Embryo (von 53 bis 54 Urwirbeln) war die Grube an der Außenfläche der Linsenplatte viel weniger deutlich als hier.

Bei einem Embryo von 55 Urwirbeln ist die Linsenplatte noch dicker und die Linsengrube noch tiefer als bei dem Embryo von 52 Urwirbeln (Fig. 4). Auch jetzt trifft man Theilungsfiguren in allen Schichten. Die Linsenplatte ist jetzt gegen die Umgebung schärfer abgegrenzt, als früher; namentlich nach unten ist die Grenze sehr deutlich.

[1] Vgl. meine Bemerkung auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Straßburg im Els. 1894.

[2] M. HEIDENHAIN, Über die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos etc. SCHWALBE's Morphol. Arbeiten. III. Bd. 1. Heft.

Erheblich weiter entwickelt ist die Linsenanlage bei einem Embryo von 63 Urwirbeln. Sie stellt hier eine annähernd kugelige, solide Zellmasse dar, die außen mit dem Ektoderm zusammenhängt und in die sich hier eine ziemlich tiefe, trichterförmige Grube einsenkt (Fig. 5). An dieser Zellmasse kann man eine peripherische Lage kubischer oder kurz cylindrischer Zellen und eine centrale Anhäufung rundlicher Elemente unterscheiden. An einzelnen Stellen bemerkt man in dieser Zellmasse Theilungsfiguren. — Von den beiden Wänden der Augenblase ist die mediale in der Mitte, also ungefähr in der Höhe der Linsenanlage, dünner und deutlich einschichtig; von da nimmt ihre Dicke gegen den Umschlagsrand zu. Die laterale oder innere Wand zeigt überall die gleiche Dicke. Zwischen ihr und der Linsenanlage findet sich wieder nur ein minimaler Spaltraum, ganz ohne zellige Elemente. — Eine Serie durch einen Embryo von 62 Urwirbeln zeigte wesentlich dasselbe Verhalten. Dessgleichen eine Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 63 Urwirbeln. Nur war hier die Grube nicht so tief und der Zusammenhang der Linsenanlage mit dem Ektoderm nicht mehr in so großer Ausdehnung erhalten.

Die Ablösung der Linsenanlage von ihrem Mutterboden macht nun rasche Fortschritte. Bei einem Embryo von 63 bis 64 Urwirbeln ist der Zusammenhang mit dem Ektoderm auf eine sehr kleine Stelle eingeengt (Fig. 6) und die trichterförmige Grube daselbst ist fast völlig geschwunden. Eine Andeutung davon ist nur mehr an dem Schnitte, welcher dem abgebildeten in der Serie folgt, vorhanden. In der Nachbarschaft ist das Ektoderm abgeflacht. — Ganz solid ist die Zellmasse jetzt nicht mehr. Man sieht vielmehr bei aufmerksamer Betrachtung in der Nähe der Stelle, an welcher die meisten Theilungsfiguren liegen, ein ganz minimales, spaltförmiges Lumen. Dasselbe ist nur auf wenigen Schnitten zu sehen und seine Lage in der medialen Hälfte der fraglichen Zellmasse lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass es mit der Grube, die sich früher von außen her in die Zellmasse einsenkte (vgl. Fig. 4 und 5), in keinem genetischen Zusammenhange steht. Mit dem Auftreten dieses kleinen Lumens ist der erste Anfang der Umbildung der im Übrigen noch ganz soliden Zellmasse in das hohle Linsenbläschen gegeben.

Bei einem Embryo von 66—68 Urwirbeln hat sich die Verbindung der Linsenanlage mit dem Ektoderm vollkommen gelöst und dieses zieht als niedriges Epithel flach darüber hinweg (Fig. 7). In der medialen Hälfte der Linsenanlage findet sich, als Fortbildung des

kleinen Lumens des früheren Stadiums, eine enge, spaltförmige Höhle, aus deren Form und sonstigem Verhalten mit Sicherheit zu entnehmen ist, dass sie durch Dehiscenz der Zellen entstanden ist. An den Wänden der Höhle sieht man nämlich, wie auch an dem abgebildeten Schnitte, mannigfache Erhebungen und Vertiefungen, die genau in einander passen, ein Umstand, der nur durch die Annahme einer Dehiscenz seine Erklärung finden kann. Die mediale, der Augenblase zugewendete Wand des Linsenbläschens besteht nunmehr aus einem einschichtigen, hochcylindrischen Epithel; die laterale, dem Ektoderm zugewendete, wird dagegen zum überwiegenden Theile aus ganz unregelmäßig geformten Zellen aufgebaut. Nur die ganz an der Peripherie gelegenen Zellen lassen auch hier die Tendenz, sich epithelial anzuordnen, erkennen, und zwar um so deutlicher, je näher der medialen Wand sie liegen.

Zwischen der medialen Fläche der Linse und dem inneren Blatte der sekundären Augenblase ist eine Höhle entstanden von der in der Figur dargestellten Form. Die äußere Wand der Augenblase ist jetzt überall deutlich einschichtig, jedoch nimmt ihre Dicke, wie früher, von der Mitte gegen den Umschlagsrand allmählich zu.

Ein anderer Embryo von 67—68 Urwirbeln zeigte im Wesentlichen das auf Fig. 6 dargestellte Verhalten; er war also in Beziehung auf die Entwicklung seiner Augen etwas zurückgeblieben. — Ein Embryo von ungefähr 70 Urwirbeln bot wesentlich dieselben Bilder, wie der Embryo von 66—68 Urwirbeln; nur war am Ektoderm die Stelle, an der die Verbindung der Linsenanlage bestanden hatte, noch in Form einer leichten Verdickung zu erkennen.

Die Höhle des Linsenbläschens nimmt ziemlich rasch an Größe zu. Bei einem Embryo von ca. 74 Urwirbeln (Fig. 8) erscheint sie auf dem Querschnitte ungefähr dreieckig und setzt sich oben und unten noch in eine feine Spalte fort. Die Wand des Bläschens hat fast überall den Charakter eines hohen, einschichtigen Cylinderepithels; nur außen, wo die Linse dem Ektoderm anliegt, sind die Zellen noch nicht epithelial geordnet. Mit dieser Wand steht die Zellmasse in Verbindung, die weit in das Lumen des Bläschens vorragt. — Der Raum zwischen Linse und sekundärer Augenblase ist bei diesem Embryo etwas enger, als bei dem, dem der Schnitt der Fig. 7 entnommen war. In ihm sieht man ein sehr feines, dem Anscheine nach strukturloses Häutchen, das, wie eine Untersuchung mit Ölimmersion ergiebt, aus zwei Lamellen besteht, zwischen welchen eine feinkörnige Masse eingeschlossen ist. — Ein Embryo von 76

und ein zweiter von ungefähr 78 Urwirbeln zeigten wesentlich das gleiche Verhalten.

In dem nächsten von mir untersuchten Stadium, bei einem Embryo von ungefähr 87 Urwirbeln, ist die Linse erheblich größer geworden und ihre Höhle hat an Umfang und Ausdehnung beträchtlich gewonnen (Fig. 9). Die Zellen sind fast durchwegs epithelial angeordnet. Nur unterhalb der Mitte der äußeren Wand findet sich noch ein unregelmäßiger Zellhaufen, der mit dieser Wand an mehreren Stellen innig zusammenhängt. — Die innere Wand ist dicker geworden, indem ihre Zellen in die Länge gewachsen sind und sich zu Fasern umzuwandeln begonnen haben. Gegen das Lumen springt die innere Wand polsterartig vor, während sie an ihrer Außenfläche eine eben merkliche Einsenkung aufweist. Über diese Fläche ziehen wieder zwei ungemein zarte, strukturlose Häutchen hinweg, welche einen engen Spaltraum zwischen sich fassen, der, wie früher, von einer feinkörnigen Masse erfüllt ist. Ein ähnlicher Spaltraum findet sich zwischen dem inneren Häutchen und der Oberfläche der Linse; jedoch enthält derselbe keinen geformten Inhalt. Die Bedeutung der beiden Häutchen, die sich, wie bemerkt, schon bei einem Embryo von ungefähr 74 Urwirbeln bemerkbar machten, ist schwer mit Sicherheit zu entscheiden; ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass das innere Häutchen die in Bildung begriffene Linsenkapsel ist, die sich bei der Härtung von der Oberfläche der Linse abgehoben hat, während das äußere vielleicht eine von der Innenfläche der sekundären Augenblase abgelöste Basalmembran vorstellen könnte. — Der große, zwischen Augenblase und Linse gelegene Raum war wohl sicher von Flüssigkeit erfüllt; Zellen sind in ihm jetzt eben so wenig wie früher zu sehen.

Bei einem, um ein Geringes jüngeren Embryo, an dem ich 83 Urwirbel zählte, war die Linse und überhaupt das ganze Auge ein klein wenig weiter entwickelt, als in dem eben beschriebenen Fall.

Der jüngste Embryo, bei welchem die Wände des Linsenbläschens durchaus epithelialen Bau zeigten, hatte ungefähr 95 Urwirbel (Fig. 10). Die Elemente des Zellhaufens, der in früheren Stadien mit der äußeren Wand im Zusammenhang stand und einen Bestandtheil derselben bildete, haben sich also zwischen die anderen Epithelzellen eingeordnet. Eine andere Möglichkeit erscheint bei einem Vergleich der Figg. 7—10 ausgeschlossen; denn es ist nirgends auch nur die geringste Spur eines Zerfalls jener Zellmasse oder einer Auflösung derselben zu sehen. — Man mag darüber getheilter Mei-

nung sein, ob das Epithel der äußeren Wand des Linsenbläschens jetzt als einschichtig oder mehrschichtig aufzufassen sei; Zellgrenzen sind ja nirgends deutlich zu sehen. Was mich betrifft, so halte ich es für einschichtig und zwar auf Grund der Theilungsfiguren; diese haben alle dieselbe Lage, wie in einschichtigen Epithelien. Wäre das Epithel mehrschichtig, so müssten die Theilungsfiguren mehr gleichmäßig durch die ganze Dicke der Wand vertheilt sein. — Die äußere Wand des Linsenbläschens ist in der Mitte am dünnsten; von da nimmt sie gegen den Äquator allmählich an Dicke zu, um dann, jenseits des Äquators, wieder etwas abzunehmen. — Die mediale oder innere Wand des Linsenbläschens ist erheblich dicker geworden; ihre Zellen sind zu kurzen Fasern ausgewachsen. An den mit Kochenillealaun gefärbten Präparaten ist das dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende der Fasern dunkler gefärbt, als das entgegengesetzte. Dieses ist als basales, jenes als freies aufzufassen und es giebt sich also in diesem Stadium ein Unterschied in der Differenzirung der beiden Faserenden zu erkennen. — Die meisten Zellkerne dieser Wand sind langgestreckt; einzelne aber zeichnen sich durch ihre mehr rundliche Form, ihre schwache Tinktion und ihre scharf kontourirten Kernkörperchen aus. — Es ist gewiss von Interesse, dass schon in den jüngsten Stadien, in welchen sich ein Unterschied zwischen Linsenepithel und Linsenfasern bemerkbar macht, die Grenze zwischen beiden ziemlich weit hinter dem Äquator gelegen ist. — Hinter der Linse findet sich wieder ein mit feinkörniger Masse erfüllter Raum, der durch ein dünnes Häutchen abgeschlossen wird. Ein zweites Häutchen ist hier nicht zu sehen. Es hat sich also in diesem Fall die Linsenkapsel bei der Härtung von der Oberfläche der Linse nicht abgehoben.

Ein anderer Embryo von ungefähr gleichem Alter (mit 94 Urwirbeln) zeigte in Beziehung auf den Bau der Linse wesentlich das gleiche Verhalten. Um eine Vergleichung mit späteren Stadien zu ermöglichen, bemerke ich, dass Embryonen dieses Alters eine Länge von 14—15 mm besitzen.

Die Linse nimmt nun sehr rasch an Größe zu. Bei einem Embryo von ungefähr 17 mm Länge hat sie auf dem Schnitt das Aussehen der Fig. 11. Sie hat sowohl im Durchmesser von Pol zu Pol, wie im Äquatorialdurchmesser um ein volles Drittel gewonnen. Das stärkste Wachsthum weist die mediale Wand auf, deren Dicke auf das Doppelte gestiegen ist; in Folge dessen ist die Höhle des Bläschens, wenn auch nicht absolut, so doch relativ kleiner geworden,

als sie im vorigen Stadium war. — Im Einzelnen zeigt die Linse in diesem Stadium folgende Eigenthümlichkeiten. Die äußere Wand oder das Linsenepithel ist jetzt in großer Ausdehnung deutlich einschichtig. Man kann höchstens noch darüber im Zweifel sein, ob sie auch in der Gegend des Äquators nur aus einer einzigen oder aber aus mehreren Schichten besteht. Hinter dem Äquator nimmt die Dicke, wie früher, wieder etwas ab. Die innere oder Linsenfaserwand bildet ein mächtiges, ins Lumen des Bläschens weit vorspringendes Polster. An der medialen Fläche ist sie etwas eingesenkt und hier hat sich die Linsenkapsel als ein dünnes Häutchen abgehoben. — Die Linsenfasern zeigen zweierlei Beschaffenheit; die centralen enthalten große, mehr oder weniger kugelige Kerne mit deutlichen, scharf kontourirten Kernkörperchen; die peripherischen, eben in Bildung begriffenen, besitzen mehr langgestreckte Kerne, die sich sehr viel dunkler färben, als die Kerne der centralen Fasern, und die mehr unregelmäßige chromatische Massen enthalten. Sie sind zugleich so gebogen, dass sie ihre Konkavität gegen den Rand des Linsenepithels kehren. Dagegen sind die centralen Fasern mehr gerade gestreckt oder konvergiren etwas gegen den Boden der kleinen Delle der Hinterfläche. Wie im vorigen Stadium sind auch jetzt die freien Faserenden dunkler gefärbt, als die basalen.

Die Linse besitzt jetzt an ihrer ganzen Oberfläche eine deutliche Kapsel. Da kein Mesodermgewebe in der Nähe ist, von dem aus sie entstanden sein könnte, so kann sie nur ektodermalen Ursprungs sein. Ich betrachte sie als eine an der Linsenoberfläche zur Ausscheidung gebrachte Basalmembran. Auf die mediale Wand der Kapsel folgt wieder ein mit feinkörniger Masse erfüllter Spaltraum, der nach innen, gegen die Retina, von einem zweiten sehr dünnen, aber weniger scharf kontourirten Häutchen abgeschlossen wird. Von diesem Häutchen ziehen faserartige Fortsätze oder Stränge mehr oder weniger weit durch den zwischen Linse und Retina gelegenen, offenbar mit Flüssigkeit erfüllten Raum, ohne aber die Retina zu erreichen. Ich werde darauf weiter unten noch zurückkommen und bemerke hier nur, dass ich alle diese Eigenthümlichkeiten für sehr wichtig in Beziehung auf die Frage nach der Entwicklung des Glaskörpers halte.

Bei einem Embryo von 19 mm Länge ist die Linse wieder erheblich gewachsen (Fig. 12). Ihr Äquatorialdurchmesser beträgt jetzt 0,18 mm, der Durchmesser von Pol zu Pol 0,30 mm. Sie hat in beiden Durchmessern gegen früher um ein Drittel zugenommen. Auch

jetzt ist es die Linsenfasermasse, die das mächtigste Wachsthum zeigt. Sie ist so dick geworden, dass die Höhle des Bläschens bis auf einen engen, spaltförmigen Raum geschwunden ist. Der Unterschied zwischen den centralen und peripherischen Fasern ist noch auffallender als früher. Die Kerne liegen in der centralen Masse sehr weit aus einander. Einzelne Kerne der peripherischen Fasern trifft man in Theilung; nie aber findet man Theilungsfiguren in der centralen Masse. — Die Hinterfläche der Linse ist abgeflacht und zeigt in der Mitte eine kleine Grube oder Einkerbung, die dadurch zu Stande gekommen ist, dass die mittleren Fasern im Wachsthum zurückgeblieben sind, während sich die sich daran anschließenden verlängert haben. So bekommt es den Anschein, als ob sich an der Hinterfläche eine Einstülpung ausgebildet hätte. Ich werde darauf weiter unten noch zurückkommen.

Das rasche Wachsthum der Linse ist um so auffallender, als gar keine Gefäße in der Nähe sind, die ihr Blut zuführen könnten. Mit dieser Größenzunahme ist eine eigenthümliche Veränderung ihrer Form verbunden. Beides lässt sich aus den folgenden Maßen gut beurtheilen. Bei dem zuletzt erwähnten Embryo von 19 mm Länge betrug, wie angeführt wurde, der Äquatorialdurchmesser 0,48 mm, der Durchmesser von Pol zu Pol 0,30 mm. Bei einem Embryo von 22,5 mm Länge betrugen dieselben Maße 0,54 und 0,35 mm; bei einem solchen von 25,3 mm Länge 0,66 und 0,56 mm; bei einem Embryo von 27 mm Länge 0,70 und 0,63 mm; bei einem Embryo von 30 mm Länge 0,87 und 0,79 mm; bei einem Embryo von 31 mm Länge 0,88 und 0,80 mm und endlich bei einem Embryo von 33—34 mm Länge 1,30 und 1,20 mm. Der zuletzt erwähnte Embryo war in anderer Weise gehärtet, als die übrigen und es war vielleicht die Linse etwas gequollen.

Aus diesen Maßen geht hervor, dass das Wachsthum der Linse in der Richtung der Hauptachse, d. h. in der Richtung von Pol zu Pol, ein rascheres ist, als in der Richtung des Äquatorialdurchmessers. Die Folge davon ist, dass sich die Linse mehr und mehr der Kugelform nähert. — Die äußere Fläche der Linse ist Anfangs stärker gekrümmt, als die innere; dies ändert sich allmählich und bei Embryonen von 30—31 mm Länge sind beide Flächen ungefähr gleich stark gewölbt; ja bei dem ältesten Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze, ist sogar die innere Fläche deutlich stärker gewölbt, als die äußere. — Diese Formveränderung geht mit der Bildung einer Grube an der Hinterfläche Hand in Hand. Wie oben

erwähnt, kommt diese Grube dadurch zu Stande, dass die centralen Fasern im Wachsthum allmählich zurückbleiben. Die Fasern, welche am nächsten der Hauptachse der Linse verlaufen, sind also die kürzesten und an sie schließen sich immer längere und längere Fasern an. Erst wenn man sich dem Rand des Linsenepithels nähert, nimmt die Länge wieder allmählich ab, bis sie in die Zellen des Linsenepithels selbst übergehen. Wie schon an dem Schnitte der Fig. 12 zu sehen ist, ist auch die Krümmung der Fasern nicht überall die gleiche. Ganz oder fast ganz geradegestreckt sind eigentlich nur die ganz central gelegenen Fasern; darauf folgen solche, deren Konkavität gegen die Hauptachse gewendet ist, dann kommen wieder mehr gerade gestreckte und den Schluss machen Fasern, deren Konkavität nach außen, gegen den Rand des Linsenepithels, gewendet ist.

Auch die Form und Lage der Grube an der Hinterfläche ist von Wichtigkeit für das Verständnis des Baues der fertigen Linse. Man bekommt darüber den besten Aufschluss an Sagittalschnitten durch den Kopf, da an solchen die Linse ziemlich genau parallel dem Äquator getroffen wird. Dabei überzeugt man sich, dass die Grube keine kreisförmige Begrenzung hat, sondern dass sie eine ziemlich breite, horizontal gestellte Spalte darstellt (Fig. 5, Taf. XXIX). Die Grube nimmt allmählich an Länge und Tiefe zu. Bei einem Embryo von 25,3 mm Länge hat sie eine Tiefe von 0,15 mm; dabei besitzt sie, wie eine Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 24 mm Länge zeigt, eine Länge von 0,08 und eine Breite oder Höhe von 0,03 mm. Bei einem Embryo von 27 mm Länge ist sie gleichfalls ungefähr 0,15 mm tief; ihre Länge beträgt bei einem Embryo von 28 mm Länge 0,28 und ihre Breite 0,03 mm. Die Grube wächst also rasch in die Länge. Wenn sich später die Grube schließt, indem sich dorsale und ventrale Wand an einander legen, entsteht an der hinteren Fläche der Linse die bekannte horizontale Naht. Da nun aber die Linsenfasern gleichen Alters ungefähr die gleiche Länge haben, so muss auch vorn, unter dem Linsenepithel eine Naht entstehen, die aber begreiflicherweise nicht horizontal, sondern senkrecht darauf, also vertikal verlaufen muss. Wann diese vordere Linsennaht entsteht, vermag ich nicht genau anzugeben; bei einem Embryo von 30 mm Länge scheint sie schon vorhanden zu sein. Jedenfalls ist die vordere Naht eine nothwendige Folge der hinteren und diese wieder geht, wie aus einander gesetzt wurde, aus der Verwachsung der Wände einer spaltförmigen Grube der hinteren Linsenfläche hervor.

Diese Grube ist an allen meinen Präparaten von einem feinkörnigen Gerinnsel erfüllt. An den Wänden der Grube sind die basalen Enden der Fasern, wenigstens zum Theil, kolbenförmig angeschwollen.

Leider war der erwähnte Embryo von 34 mm Länge der älteste Pristiurus-Embryo, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte. Dagegen besitze ich zwei Sagittalschnittserien durch den Kopf von Embryonen von Scyllium canicula von 41, bezw. 53 mm Länge, und wenn auch an diesen die Linse nicht so tadellos erhalten ist, als ich gern gewünscht hätte, so kann ich doch mit Sicherheit angeben, dass schon bei dem jüngeren der beiden die Linsenfasern eine größere Regelmäßigkeit in der Anordnung erkennen lassen, als dies bei den untersuchten Pristiurus-Embryonen der Fall war. Während sie nämlich bisher, abgesehen davon, dass sie von der vorderen zur hinteren Fläche der Linse zogen und dabei im Allgemeinen koncentrisch über einander gelagert waren, keine größere Regelmäßigkeit in der Anordnung zeigten (vgl. Fig. 4, Taf. XXIX), haben bei den beiden Scyllium-Embryonen die am meisten peripheriewärts gelegenen Fasern begonnen, sich zu radiären Lamellen zusammenzuordnen. Man kann daher auf einem Äquatorialschnitt jetzt einen großen centralen Kern unregelmäßig angeordneter Fasern und eine verhältnismäßig noch dünne peripherische Zone radiärer Lamellen unterscheiden. Zwischen beiden findet sich eine ziemlich breite Übergangszone, in welcher die Fasern allmählich jene regelmäßige Anordnung zu gewinnen streben. Wie wir sehen werden, setzt diese Regelmäßigkeit in der Anordnung der Fasern eine eben so große Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen am Rande des Linsenepithels voraus. —

Von Torpedo habe ich, wie früher erwähnt wurde, nur wenige Stadien untersucht. Leider fehlen mir gerade die jüngsten Stadien. Von den untersuchten will ich nur drei hervorheben; sie betreffen alle Torpedo marmorata. Bei dem jüngsten dieser Embryonen, einem solchen von 12 mm Länge, lagen in der Höhle des Linsenbläschens ziemlich zahlreiche rundliche Zellen, die gar keinen Zusammenhang mit den Wänden des Bläschens zeigten (Fig. 1, Taf. XXIX). Theilungsfiguren waren an diesen Zellen nirgends zu sehen, obwohl solche sonst in der Linse dieses Embryo in großer Menge vorkamen. Dagegen sah es ab und zu aus, als ob die Kerne dieser Zellen im Zerfall begriffen wären. — Falls die Linsenentwicklung bei Torpedo im Übrigen in derselben Weise vor sich geht, wie bei Pristiurus, so dürfte wohl die Annahme nahe liegen, dass diese centralen

Zellen von einer Zellmasse abstammen, die ursprünglich ähnlich, wie bei Pristiurus mit der vorderen Wand des Bläschens in Verbindung stand.

Die Wände des Linsenbläschens sind bei Torpedo auffallend dick, die mediale schon bei dem Embryo von 12 mm Länge etwas dicker als die laterale. Überall liegen aber die Theilungsfiguren nahe dem Lumen, wesshalb ich das Epithel für ein einschichtiges halte. — Auch noch in anderer Hinsicht besteht ein Unterschied gegenüber Pristiurus. Während hier zwischen Linse und Ektoderm einerseits, zwischen Linse und Retina andererseits in den korrespondirenden Stadien keine Zellen zu finden waren, kommen solche bei Torpedo an den genannten Orten in ziemlich großer Zahl vor. Auf dem abgebildeten Schnitte ist ihre Zahl allerdings nur gering, aber in der ganzen Serie ist sie doch ganz erheblich.

Bei dem nächst älteren Embryo, der eine Länge von 15 mm hatte, waren nur mehr wenige Zellen in der Höhle des Bläschens enthalten (Fig. 2, Taf. XXIX). Die Kerne dieser Zellen zeigten ein sehr verschiedenes Aussehen. Häufig sah es wieder aus, als ob sie im Zerfall begriffen wären, in anderen Fällen waren sie ungemein klein und färbten sich mit Kochenillealaun fast ganz gleichmäßig und zugleich ungemein intensiv, viel intensiver, als sich sonst Kerne färben. Nirgends war eine Tendenz dieser Zellen, sich zwischen die übrigen Zellen des Linsenbläschens einzuordnen, zu bemerken, und ich trage daher kein Bedenken, anzunehmen, dass sie thatsächlich allmählich zerfallen und die Zerfallsprodukte resorbirt werden. — Die mediale Wand hat sich zu einem Polster erhoben, ihre Zellen sind also stark in die Länge gewachsen. Die laterale Wand ist dünner als früher. Ich halte beide Wände für einschichtig, und zwar wieder auf Grund des Verhaltens der Theilungsfiguren. Solche sind in der Linsenfaserwand jetzt in sehr großer Zahl zu finden. — Der enge, spaltförmige Raum zwischen Linse und Retina ist größer geworden und die Zahl der hier liegenden Zellen hat sich vermehrt. Auch nach außen von der Linse, zwischen ihr und dem Ektoderm, sind einige Mesodermzellen zu finden.

Der dritte Embryo hatte eine Länge von 18 mm. Die Linse war mehr kugelig geworden, die äußere Wand noch dünner, als früher, die innere dicker. Die Zellen der inneren Wand waren durchwegs zu langen Fasern ausgewachsen und ließen deutlich einen Unterschied in der Differenzirung der freien und basalen Enden erkennen. Das Lumen des Linsenbläschens war ganz frei von Zellen

oder Zerfallsprodukten von solchen. Die Mesodermzellen innen und außen von der Linse hatten an Menge erheblich zugenommen.

Damit will ich meine Beschreibung der Entwicklung der Selachierlinse schließen.

Was die Litteratur betrifft, so bemerkt BALFOUR[1], dass die erste Entwicklung des Auges der Selachier kein besonderes Interesse biete. »The lens arises in the usual vertebrate fashion. The epiblast in front of the optic vesicle becomes very much thickened, and then involuted as a shallow pit, which eventually deepens and narrows. The walls of the pit are soon constricted off as a nearly spherical mass of cells enclosing a very small central cavity, in some cases indeed so small as to be barely recognisable.« Daraus geht hervor, dass BALFOUR alle Eigenthümlichkeiten, durch welche sich die Linsenentwicklung der Selachier von der aller anderen Wirbelthiere unterscheidet, übersehen hat.

Ich selbst habe in meiner »Theorie des Mesoderms«[2] eine Reihe von Stadien beschrieben und dabei auf einige jener Eigenthümlichkeiten aufmerksam gemacht. Da das Interesse, welches diese Eigenthümlichkeiten bieten, weit über das specielle Gebiet, auf das sie sich beziehen, hinausgeht, will ich sie hier nochmals in Kürze zusammenfassen.

Zunächst bildet sich, wie wir gesehen haben, eine mehrschichtige, dicke Platte, an deren Außenfläche bald darauf eine kleine, trichterförmige Vertiefung entsteht. Indem die Platte weiter wuchert, liefert sie eine kugelige, solide Zellmasse, in welcher später eine excentrisch gelegene Höhle entsteht. Diese Höhle, die erste Anlage der Höhle des Linsenbläschens, hat mit der von außen eindringenden Grube gar nichts zu thun, sie entsteht ganz selbständig und bildet sich auch ganz selbständig weiter, während jene Grube verschwindet. Die Art und Weise, in der die Aushöhlung der soliden Zellmasse vor sich geht, hat zur Folge, dass sich zunächst die mediale Wand des Linsenbläschens differenzirt, also jene Wand, welche die specifischen Elemente der Linse, die Linsenfasern, liefert. Im Gegensatze hierzu geht bei allen anderen Wirbelthieren, so weit deren Linsenentwicklung genauer bekannt ist, die Höhle der Einstülpung direkt in die Höhle des Linsenbläschens über. Die letztere Art der Linsenentwicklung dürfen wir wohl als die einfachere, ursprünglichere, jene

[1] F. M. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878. p. 184 ff.

[2] C. RABL, Theorie des Mesoderms. Leipzig 1897. p. 105, 135, 138, 139, 144, 145, 149.

der Selachier also als eine abgeleitete, modificirte, betrachten. Wir haben also hier wieder eines jener Beispiele vor uns, dass ein Organ, welches ursprünglich aus einer hohlen Einstülpung hervorgegangen ist, sich sekundär aus einer soliden Wucherung entwickelt.

Dieses Beispiel bietet aber noch ein weiteres Interesse. Es wird gewiss Niemandem in den Sinn kommen, die kleine Grube, die sich in die Linsenanlage der Selachier einsenkt, für eine Bildung sui generis zu halten; vielmehr wird Jeder in ihr ein Homologon jener Grube erblicken, die sich sonst bei der Entwicklung der Linse bildet. Nun entsteht aber die Höhle des Linsenbläschens selbständig, ohne allen Zusammenhang mit dieser Grube, und dies muss wohl den Gedanken nahe legen, dass die beiderlei Gruben doch nicht ganz und gar, in allen ihren Beziehungen, gleichwerthige Bildungen sind. Wir gelangen so zu dem Schlusse, dass die Linsengrube der Selachier nicht der ganzen Linsengrube der übrigen Wirbelthiere, sondern nur der Eingangsöffnung derselben entspricht. Sowie diese Eingangsöffnung verschwindet, indem sie sich schließt, so verschwindet die Linsengrube der Selachier, indem sie sich allmählich verflacht. Es liegen also hier ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie bei der Gastrulation der höheren Wirbelthiere. Die Primitivrinne setzen wir dem Urmund, der Eingangsöffnung des Urdarmes, gleich, unbekümmert darum, ob sie thatsächlich noch in die Darmhöhle führt oder nicht. Es kann vielmehr gerade so, wie bei der Entwicklung der Höhle des Linsenbläschens, die Darmhöhle ganz selbständig und ohne jeden Zusammenhang mit der Primitivrinne entstehen, und doch kann diese den letzten Rest oder das Rudiment einer Einstülpungsöffnung des Darmes, eines Urmundes, vorstellen.

B. Bau. Die Linse der Selachier, wie die der Fische überhaupt, wird gewöhnlich als kugelig oder nahezu kugelig beschrieben. Indessen ist die Abplattung an beiden Polen keine ganz unbeträchtliche, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht. Bei einem jungen Mustelus laevis betrug der Durchmesser von Pol zu Pol oder die Linsenachse 5,4, der Äquatorialdurchmesser 6,8 mm; bei einem älteren Mustelus betrugen die beiden Maße 9,1, beziehungsweise 10,3 mm. Bei einem Pristiurus melanostomus betrug die Achse 7,6, der Äquatorialdurchmesser 8,6 mm; bei einer Chimaera monstrosa 12,2 bezw. 13,5 mm; endlich bei einer Raja asterias 4,0 und 4,7 mm. Ähnliches gilt von den Knochenfischen; so habe ich beispielsweise bei einer Trigla hirundo eine Achse von 5,0 und einen Äquatorialdurchmesser

von 6,6 mm und bei einem Lophius piscatorius eine Achse von 8,3 und einen Äquatorialdurchmesser von 10,0 mm gefunden. Immer ist also die Achse erheblich kürzer als der Äquatorialdurchmesser. Nur bei einer Belone acus habe ich einmal beide Durchmesser von ungefähr gleicher Länge gefunden. Aus den angeführten Zahlen darf indessen nicht mehr geschlossen werden, als unmittelbar aus ihnen hervorgeht. Zur Berechnung eines Index, einer Verhältniszahl zwischen beiden Durchmessern, wage ich die angeführten Zahlen desshalb nicht zu verwerthen, weil ich die betreffenden Linsen nicht selbst konservirt habe. Wenn auch die Art der Konservirung im Wesentlichen bei allen die gleiche war, in so fern alle entweder in Sublimat-Pikrinsäure oder Sublimat-Platinchlorid gelegt wurden, so erfordert doch die Behandlung eine ganz besondere Sorgfalt und Aufmerksamkeit, wenn die Linsen zur Berechnung von Indices geeignet sein sollen.

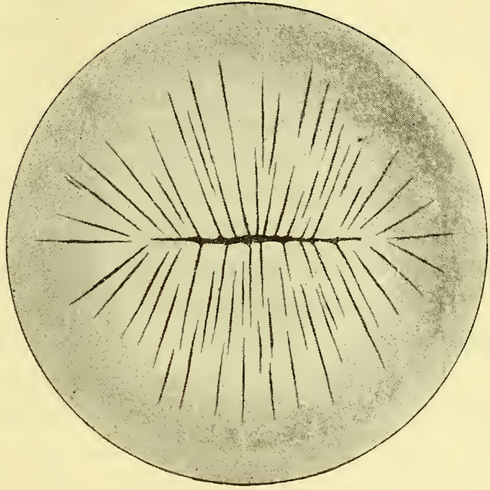
Bei Chimaera und sämmtlichen untersuchten Squaliden waren alle Durchmesser, welche man durch die Äquatorialebene legen konnte, von gleicher Länge, mit anderen Worten, ein Durchschnitt durch die Ebene des Äquators hatte eine kreisförmige Begrenzung. Anders verhielten sich die untersuchten Rajiden, Raja asterias und Torpedo marmorata; hier war der Horizontaldurchmesser um ein Geringes länger als der Vertikaldurchmesser, und ein Durchschnitt parallel dem Äquator war also kein Kreis, sondern eine Ellipse. Die Linse der Rajiden hat demnach die Form eines abgeplatteten Ellipsoids[1]. Natürlich muss das eine Verzerrung der auf der Retina entworfenen Bilder zur Folge haben. Da ich jedoch nur konservirte Linsen untersucht habe, muss ich die Möglichkeit offen lassen, dass die erwähnte Eigenthümlichkeit der Rajidenlinse durch ungleichmäßige Schrumpfung zu Stande gekommen war. Auf alle Fälle bleibt es merkwürdig, dass nur bei den Rajiden und nicht auch bei den Squaliden die Linse in Folge der Härtung jene eigenthümliche Form annehmen sollte.

Die Linse zeigt an beiden Flächen eine lineare Naht (Textfig. 1). Die Naht der Hinterfläche, die meist leichter erkennbar ist, steht horizontal, die der Vorderfläche vertikal; die beiden Nähte stehen also senkrecht auf einander. Sie sind keineswegs immer geradlinig; häufig sind sie mehr oder weniger verbogen und manchmal lassen diese Biegungen eine deutliche Symmetrie erkennen (Textfig. 2 *a*). Nur selten fehlen die Nähte vollständig; so fand ich unter sehr zahl-

---

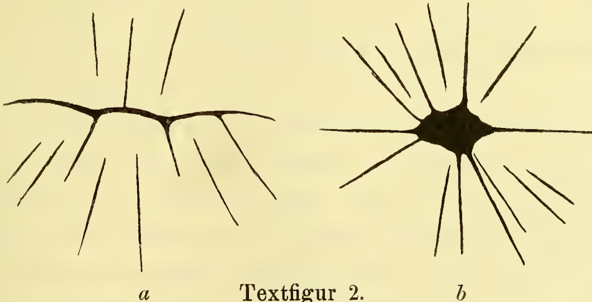
[1] Ähnliches fand ich bei Acipenser ruthenus.

reichen Linsen von Mustelus eine ohne Naht (vgl. Textfig. 2 *b*); an ihrer Stelle war an der hinteren und ähnlich auch an der vorderen Fläche eine unregelmäßige, nach mehreren Richtungen ausgezogene Grube zu sehen. Es war dies die größte aller Mustelus-Linsen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte; bei allen anderen waren die Nähte sehr deutlich. Auch bei einem Pristiurus fehlten einmal die Nähte, und auch hier waren die betreffenden Linsen die größten, die mir zu Gesicht kamen; bei den kleineren waren die Nähte stets gut ausgebildet. Abgesehen von diesen paar Fällen kann man sagen, dass die Länge der Nähte mit der Größe der Linsen im Allgemeinen zunimmt.



Textfigur 1.
Linse von Mustelus laevis, von hinten gesehen.

Bei einem Mustelus, dessen Linsen einen Äquatorialdurchmesser von 6,8 mm hatten, waren die Nähte ungefähr 3,2 mm lang; an einer



a Textfigur 2. *b*
a, Hintere Linsennaht von Pristiurus. *b*, Figur an der hinteren Fläche einer Mustelus-Linse

Pristiurus-Linse mit einem Äquatorialdurchmesser von 8,6 mm fand ich sie ungefähr eben so lang; bei Chimaera fand ich eine Naht von 6 mm Länge bei einem Äquatorialdurchmesser von 13,5 mm. Ganz ähnlich verhielten sich die Knochenfische; bei einer Trigla-Linse von 6,6 mm Äquatorialdurchmesser war die hintere Naht ungefähr 3,0 mm lrang, und bei einem Lophius von 10 mm Äquatorialdurchmesse

5,0 mm. Kleine Abweichungen von der Regel kommen ja immerhin vor, indessen sind dieselben ohne jede Bedeutung.

Jeder, der schon Linsen konservirt hat, weiß, wie leicht dieselben springen; er weiß wohl auch, dass sie an die Hinterfläche sehr viel leichter und häufiger springen als vorn. Dies hat einerseits darin den Grund, dass die Linsenfasern an der hinteren Naht weniger fest an einander schließen, als an der vorderen, andererseits aber auch darin, dass die Linsenkapsel hinten viel dünner ist als vorn und daher dort viel leichter einreißt.

Von den Linsennähten sieht man an konservirten Linsen sehr regelmäßig angeordnete Strahlen auslaufen (vgl. Textfig. 1 und 2). Es sind dies, wie wir noch sehen werden, Spalten, welche mehr oder weniger tief zwischen die Radiärlamellen der Linse einschneiden. —

Die Linse der Selachier besteht, wie die der Wirbelthiere überhaupt, aus dem Epithel, den Linsenfasern und der Kapsel.

Das Epithel überzieht nicht bloß die ganze Vorderfläche, sondern reicht noch ziemlich weit über den Äquator auf die Hinterfläche hinüber. Hier breitet es sich nicht überall gleich weit bis zur Mitte aus, sondern lässt eine elliptische Stelle frei. Die lange Achse der Ellipse steht horizontal, entspricht also ihrer Lage nach der hinteren Naht. Bei einem jungen Mustelus, dessen Linsen einen Äquatorialdurchmesser von 6,8 mm hatten, war diese epithelfreie Strecke der Hinterfläche ca. 6 mm lang und 5 mm breit. An mit Kochenillealaun gefärbten Linsen kann man die Epithelgrenze ganz leicht mit freiem Auge sehen. Legt man eine solche Linse aus Alkohol auf kurze Zeit in Wasser, so gelingt es leicht, das Epithel in großen, zusammenhängenden Fetzen abzuziehen. An solchen Epithelfetzen, sowie auch an Meridionalschnitten durch die Linse kann man sich von folgenden Thatsachen überzeugen. Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten und nimmt ganz allmählich gegen den Äquator und vielleicht noch darüber hinaus an Dicke zu (Taf. XXIX, Fig. 6). Es geht dabei aus einem einschichtigen Plattenepithel allmählich in ein Cylinderepithel über. Am Äquator sind die Zellen mindestens dreimal so hoch, als in der Nähe des vorderen Poles. Dagegen nimmt die Größe der Zellareale von der Mitte der Vorderfläche bis zum Äquator und darüber hinaus allmählich ab; so kommt es, dass die Kerne in der Mitte der Vorderfläche durch große Abstände von einander getrennt sind (Taf. XXIX, Fig. 7), während sie am Äquator und an der hinteren Fläche so dicht neben einander stehen, dass nur äußerst enge Zwischenräume zwischen ihnen bestehen bleiben

Taf. XXIX, Fig. 8, linke Hälfte). In der Mitte der Vorderfläche nehmen die Kerne fast die ganze Dicke des Epithels ein; am Äquator dagegen und hinter demselben stehen sie ungefähr in halber Höhe der Zellen und ihr Durchmesser beträgt kaum ein Drittel von dem senkrechten Durchmesser des Epithels. Zuweilen liegen hier die Kerne näher der freien, als der basalen Seite der Zellen. Ich brauche dazu kaum zu bemerken, dass nach der Art der Entwicklung der Linse die der Linsenkapsel zugewendete Seite der Zellen als basale, die entgegengesetzte als freie aufzufassen ist. — Die Zellen des Linsenepithels lassen an der ganzen Vorderfläche, sowie auch an einem Theil der Hinterfläche keinerlei Regelmäßigkeit in der Anordnung erkennen. Ungefähr zwölf bis fünfzehn Zellen von der Epithelgrenze entfernt beginnen sie sich aber zu außerordentlich regelmäßigen Reihen zu ordnen, die genau meridional gestellt sind und an deren hinteren Enden die Umbildung der Zellen zu Fasern erfolgt (Taf. XXIX, Fig. 8). Meridionalschnitte durch diesen Theil des Linsenepithels zeigen, dass die Zellen sammt den Kernen hier schief stehen, so dass sie sich zum Theil dachziegelförmig decken (Taf. XXVIII, Fig. 13). Demnach besteht also an der hinteren Linsenfläche eine zwölf bis fünfzehn Zellen breite Zone meridional gestellter Zellreihen, die an dem einen Ende, nach vorn zu, ganz allmählich und ohne scharfe Grenze in das ungeordnete Epithel übergehen, während an dem anderen Ende die Zellen sich zu den Linsenfasern umbilden (Taf. XXIX, Fig. 8). Es ist klar, dass die regelmäßige Anordnung der Epithelzellen dieser Übergangszone auch in der Anordnung der Linsenfasern zum Ausdruck kommen muss.

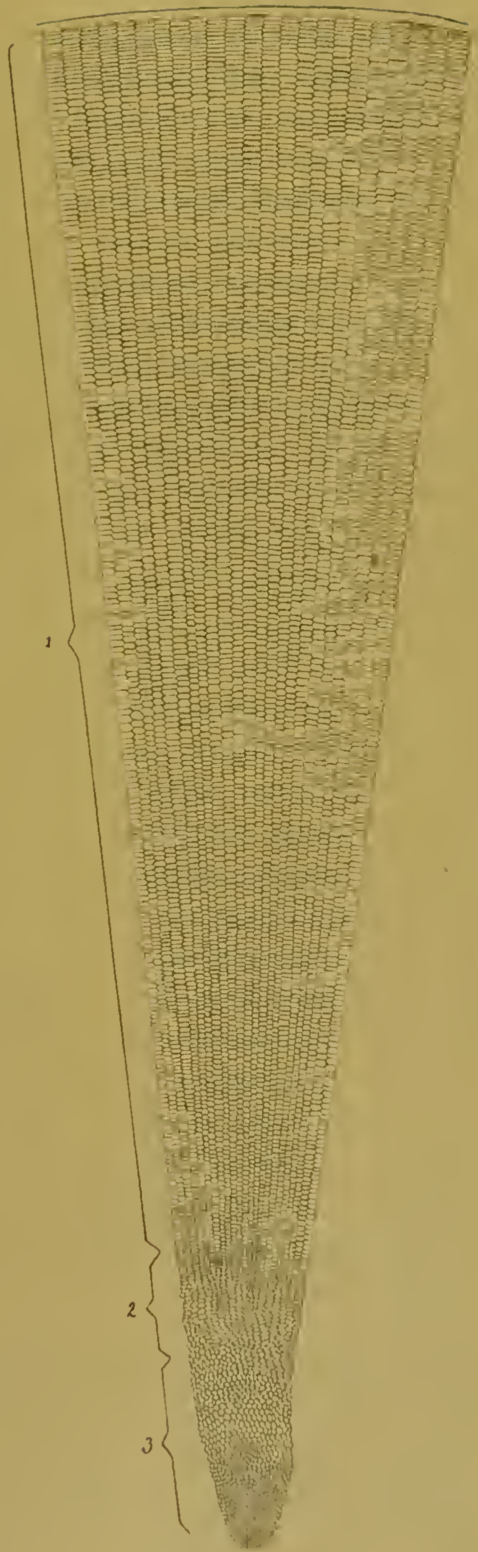
Von der Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern erhält man an Meridionalschnitten den besten Aufschluss. Solche sind auf Taf. XXVIII, Fig. 13 bei starker und auf Taf. XXIX, Fig. 6 bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Man überzeugt sich an ihnen zunächst, dass eine ganz scharfe Grenze zwischen Epithelzellen und Linsenfasern nicht existirt; immerhin wird man aber nicht weit fehlgehen, wenn man die Grenze etwa an die mit *eg* (Taf. XXVIII, Fig. 13) bezeichnete Stelle legt. Mit *r* ist auf derselben Figur die Gegend bezeichnet, in welcher das ungeordnete Epithel in die Zone meridional gestellter Zellreihen übergeht. Die Zellen wachsen bei der Umbildung in Fasern an beiden Enden in die Länge; dabei scheint zunächst das freie, nach innen gerichtete Ende dem basalen etwas vorauszueilen. Die Zellkerne werden, indem sie sich der

Form der auswachsenden Fasern anpassen, länger und dünner und stellen sich mehr und mehr parallel der Oberfläche.

Die Kernzone zeigt einen eigenthümlichen Verlauf. Sie wendet sich von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten, biegt dann in scharfem Winkel nach vorn um, zieht darauf in geringer Entfernung von der Oberfläche und zugleich parallel mit ihr bis in die Gegend des Äquators und wendet sich hier zum Schlusse nach innen, um sich allmählich aufzulösen und zu verschwinden (vgl. Taf. XXVIII, Fig, 13 und Taf. XXIX, Fig. 6). An der hinteren Umbiegungsstelle sind die Kerne außerordentlich dicht gehäuft; viel weniger dicht am Äquator, wo sie allmählich jene Veränderungen erfahren, welche zu ihrem Schwunde führen. Diese werde ich in dem von der Linse der Amphibien handelnden Abschnitte genauer beschreiben.

Meridionalschnitte durch die Linse erwecken leicht die Vorstellung, dass die Linsenfasern zu Schichten geordnet sind, welche »wie die Schalen einer Zwiebel« koncentrisch über einander liegen. Indess sind die koncentrischen Linien, die man an solchen Schnitten sieht und von denen einige an den auf Taf. XXVIII und XXIX gezeichneten Figuren dargestellt sind, nicht die Grenzlinien g a n z e r S c h i c h t e n von Linsenfasern, sondern lediglich die Kontouren e i n z e l n e r Linsenfasern. Dieselbe Vorstellung einer koncentrischen Schichtung wird auch durch die bekannte Thatsache hervorgerufen, dass man von gehärteten oder getrockneten Linsen mehr oder weniger umfängliche Platten abbröckeln kann, die koncentrisch über einander liegen. Jedoch hat dies lediglich darin den Grund, dass die Linsenfasern gleichen oder ungefähr gleichen Alters auch gleiche oder ungefähr gleiche Konsistenz, gleiche chemische und physikalische Beschaffenheit, besitzen. Wer an dieser, in alle Lehr- und Handbücher der Anatomie und Histologie übergegangenen, durchaus irrigen Annahme einer koncentrischen Schichtung der Linse festhält, wird sich an den Bildern, welche Äquatorialschnitte zeigen, nicht zurechtfinden. Diese zeigen Alles eher, als eine koncentrische Schichtung; und doch müssten sie, wenn eine solche vorhanden wäre, dieselbe eben so deutlich zeigen, wie es Meridionalschnitte thun oder vielmehr zu thun scheinen. Statt zu koncentrischen Schichten sieht man aber an solchen Äquatorialschnitten d i e L i n s e n f a s e r n z u r a d i ä r e n L a m e l l e n v e r e i n i g t; statt des Bildes einer Zwiebel erhält man das einer Apfelsine. Dabei ist die Regelmäßigkeit des Bildes eine geradezu erstaunliche. — Diese Anordnung der Fasern

zu radiären Lamellen erklärt sich ganz leicht und ungezwungen aus der Anordnung der Zellen des Linsenepithels an der Epithelgrenze. Hier finden sich die erwähnten meridionalen Reihen und am Hinterende dieser Reihen geht die Bildung der Linsenfasern vor sich. Sowie die letzte Zelle einer Reihe zu einer Linsenfaser umgebildet ist, rückt die nächste vor, darauf folgt die zweitnächste und so geht es fort, so lange die Linse wächst und sich neue Fasern bilden. Jede neugebildete Faser legt sich genau über die vorhergehende hinweg und die Gesammtheit aller aus einer meridionalen Reihe entstandenen Fasern setzt eine Radiärlamelle zusammen. Die Zahl dieser Lamellen muss also mit der Zahl der meridionalen Reihen an der Epithelgrenze übereinstimmen. — Aber nicht in ihrer ganzen Dicke kann die Linse aus solchen zu Radiärlamellen vereinigten Fasern bestehen. Wir haben früher gesehen, dass die Linsenfasern jüngerer Embryonen keine derartige Anordnung besitzen und dies stimmt auch mit der Thatsache überein, dass die Zellen des Linsenepithels am Äquator oder hinter demselben zu dieser Zeit noch nicht zu meridionalen Reihen geordnet sind. Der auf Taf. XXIX, Fig. 1 abgebildete Äquatorialschnitt einer Linse eines 21 mm langen Pristiurus-Embryo lässt noch nichts



Textfigur 3.
Schema einer Selachierlinse (Segment eines Äquatorialschnittes). 1, Hauptfasern, 2, Übergangsfasern, 3, Centralfasern.

von der späteren gesetzmäßigen Aufreihung der Fasern erkennen. Es liegt auch gar kein Grund zu der Annahme vor, dass diese Fasern, die später das Centrum der Linse bilden, sich im Laufe der Entwicklung umordnen und dann gleichfalls Radiärlamellen formiren; eine solche Annahme wäre geradezu widersinnig. Wir müssen uns also vorstellen, dass die centralen Linsenfasern auch später noch unregelmäßig angeordnet bleiben. Wenn es mir auch nicht gelungen ist, vollständige, in der Mitte nicht gebröckelte Schnitte durch die Linsen erwachsener Selachier zu bekommen, so darf doch um so mehr aus dem Verhalten der embryonalen Linse auf das der fertigen geschlossen werden, als es mir bei anderen Thierformen, bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, in der That geglückt ist, solche vollständige Schnitte anzufertigen und ich mich an diesen überzeugen konnte, dass die centralen Fasern nicht jene regelmäßige Anordnung besitzen, wie die, welche die Hauptmasse der Linse ausmachen.

Die Bildung von Radiärlamellen beginnt erst gegen Ende des embryonalen Lebens; bei Scyllium-Embryonen von 41 mm Länge hat sie eben begonnen. Sie muss natürlich durch die Bildung meridionaler Reihen am Rande des Linsenepithels eingeleitet werden. Der Übergang zwischen diesen zu Radiärlamellen aufgereihten und den centralen, ungeordneten Fasern ist ein langsamer, allmählicher und wir können daher an einem Äquatorialschnitt einer Selachierlinse (Textfig. 3) drei Abschnitte unterscheiden. Weitaus die Hauptmasse der Linse wird von den zu Radiärlamellen geordneten Fasern aufgebaut; diese bilden die eigentliche Grundlage der Linse (*1*); das Centrum bilden ungeordnete Fasern (*3*) und den Übergang zwischen beiden stellen Fasern her, welche sich allmählich zu Lamellen ordnen (*2*). Wir können also Hauptfasern, Centralfasern und Übergangsfasern unterscheiden.

Das nebenstehende Schema ist übrigens, abgesehen davon, dass es von allen Details absieht, noch in so fern nicht ganz genau, als die Zahl der Fasern, welche in einen solchen Sektor eines Äquatorialschnittes fallen, viel zu klein angegeben ist; auch die faserärmsten Selachierlinsen sind außerordentlich viel reicher an Fasern, als das Schema zeigt.

Die Radiärlamellen weichen ganz gewöhnlich bei der Härtung von Stelle zu Stelle aus einander und es entstehen dadurch zwischen ihnen mehr oder weniger breite und tiefe Spalten, welche, wenn sie bis an die Oberfläche reichen, im auffallenden Lichte als dunkle Streifen erscheinen, die von den Linsennähten radiär gegen den Äquator ziehen. Dagegen bilden sich nur sehr selten quere Spalten,

die senkrecht durch die Lamellen und demnach parallel zur Oberfläche verlaufen. Diese queren Spalten haben stets unregelmäßige Wände und unregelmäßigen Verlauf. Dieses Verhalten wäre ganz unverständlich, wenn die Linse, wie dies immer behauptet wird, aus koncentrischen Schichten und nicht, wie ich finde, aus radiären Lamellen aufgebaut wäre.

Die Radiärlamellen nehmen von innen nach außen an Dicke zu und damit hängt es zusammen, dass die Fasern in derselben Richtung breiter werden. Es ist dies schon aus dem Schema zu ersehen, dann aber auch aus den Figg. 10 *a* und 10 *b*, Taf. XXIX, welche beide einem und demselben Schnitte entnommen sind und von denen die erstere die Linsenfasern an der Oberfläche, die letztere dieselben aus größerer Tiefe zeigt.

Bekanntlich sind die Linsenfasern lange, abgeplattete, sechsseitige Prismen, deren breite Seiten nach außen und innen gewendet sind und deren spitze, nach den Seiten gerichtete Winkel derart in einander greifen, dass dadurch regelmäßige Zickzacklinien zu Stande kommen. Diese Linien stellen die Grenzen der einzelnen Radiärlamellen dar (vgl. die Fig. 10—16, Taf. XXIX). Indessen sind die Querschnittsbilder der Fasern ungemein verschieden. Manchmal sehen sie mehr Rechtecken, als Sechsecken ähnlich (Fig. 10 *b* und 12), ein ander Mal sind die breiten Seiten der Sechsecke nach außen (Fig. 15) oder nach innen (Fig. 16) konkav, wieder ein ander Mal trifft man Fasern von verschiedenem Querschnitt in einer und derselben Linse; kurz, man gewinnt den Eindruck, dass die Linsenfasern ungemein plastische Gebilde sind, die auf den leisesten Druck ihre Form zu verändern vermögen.

Dicht unter der Oberfläche der Linse sind die Fasern nicht nur breiter als in größerer Tiefe, sondern zugleich dünner (Fig. 9 und 10); die Dicke nimmt ganz allmählich zu, um dann in größerer Tiefe wieder abzunehmen.

Ganz allgemein kommt es vor, dass sich Radiärlamellen in ihrem Zuge von innen nach außen theilen, und ich habe in der That keine Linse gesehen, in welcher dies nicht der Fall gewesen wäre. Derartige Theilungen sind auf Taf. XXIX, Fig. 9 von Scyllium catulus und Fig. 15 und 16 von Raja asterias dargestellt. An der Theilungsstelle erleiden die Querschnittsbilder der Fasern mancherlei Abweichungen von der typischen Form, und zuweilen trifft man hier Fasern von außerordentlicher Breite.

Wenn nun aber auch solche Theilungen ganz konstant in jeder

Linse vorkommen und daher zu den regelmäßigen Erscheinungen gehören, so sind es doch immer nur verhältnismäßig wenige Radiärlamellen, welche davon betroffen werden. Weitaus die Mehrzahl verläuft ungetheilt von der Übergangszone bis zur Oberfläche. Immerhin muss man aber mit diesen Theilungen rechnen; denn es ist klar, dass dadurch die Zahl der Radiärlamellen von innen nach außen zunehmen muss, oder, was im Grunde auf dasselbe hinauskommt, dass die Linsen jüngerer Thiere weniger Radiärlamellen besitzen müssen als die älterer und vollkommen erwachsener. Die Zahl der Radiärlamellen nimmt also mit dem Alter zu. Außerordentlich viel seltener als solche Theilungen von Lamellen kommen Verbindungen derselben vor, in der Weise, dass zwei Lamellen nach außen zu sich zu einer einzigen vereinigen. Wie bei der Theilung einer Lamelle erleidet auch bei einer solchen Vereinigung das Querschnittsbild der Fasern eine mehr oder weniger erhebliche Abweichung von der gewöhnlichen Form. Durch derartige Verbindungen der Lamellen muss natürlich die Zahl derselben nach außen abnehmen. Indessen sind diese Fälle ungemein selten, und an Häufigkeit mit den Theilungen der Lamellen gar nicht zu vergleichen; sie ändern daher nichts an dem allgemeinen Satze, dass die Zahl der Lamellen von innen nach außen zunimmt.

Wie diese Theilungen und Verbindungen der Radiärlamellen zu erklären sind, werde ich in dem von der Linse der Amphibien handelnden Kapitel des Genaueren aus einander setzen; hier will ich nur erwähnen, dass die Ursache derselben in dem Verhalten der meridionalen Reihen am Rande des Linsenepithels zu suchen ist.

Häufiger, als die Vereinigung zweier Lamellen zu einer einzigen kommt es vor, dass sich zwei Lamellen mit einander verbinden, um sich sofort oder nach kurzer Zeit wieder zu trennen. Im ersteren Fall stellt gewöhnlich eine einzige Faser die Verbindung der beiden Lamellen her. — Eine andere Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Fasern zeigt uns die Fig. 16, Taf. XXIX, wo zwei, im Übrigen ganz selbständige Lamellen an einer Stelle mit einander in Verbindung treten. — Manchmal sieht man plötzlich mitten zwischen normalen Fasern eine ganz kolossale eingestreut, welche indess in der Regel die Ordnung nur auf kurze Zeit stört. — Schwer zu beurtheilen sind Fälle, wie der in Fig. 13 von Chimaera abgebildete; es ist hier nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die zwei großen ovalen Querschnitte Faserquerschnitte oder aber mit feinkörnigem Gerinnsel erfüllte Lücken sind. Die Granulirung spricht nicht gegen

die erstere Annahme; denn eine solche ist ungemein häufig an ganz normalen Fasern zu sehen.

Die Zahl der Radiärlamellen hängt, wie gesagt, zunächst von dem Alter des Thieres ab; daher treffen wir bei jungen Thieren einer bestimmten Art weniger Lamellen als bei alten. Ferner hängt aber auch die Zahl der Radiärlamellen von der Art selbst ab, und es können z. B. zwei Linsen von gleicher Größe, aber von verschiedenen Arten eine sehr verschieden große Zahl von Radiärlamellen besitzen.

Ich habe an einer Anzahl von Linsen die Radiärlamellen gezählt und bei den Selachiern die größten Zahlen gefunden, die mir überhaupt begegnet sind. Eigenthümlicherweise war es gerade diejenige Form, welche im System an die tiefste Stelle gestellt wird, die die größte Zahl von Lamellen aufwies; an einer Chimaera monstrosa fand ich nämlich ca. 3880 Radiärlamellen. Allerdings war die betreffende Linse ganz besonders groß; ihr Durchmesser betrug im Äquator 13,3 mm. Erheblich geringer war die Zahl bei einer Linse von Pristiurus melanostomus von 8,8 mm Äquatorialdurchmesser; sie betrug ungefähr 2900. Bei einem jüngeren Pristiurus mit einer Linse von nur 8,0 mm Durchmesser betrug die Zahl der Lamellen 2009. An einer Linse von Mustelus laevis von 6,3 mm Durchmesser zählte ich 2130 Lamellen; an einer anderen, ungefähr gleich großen Linse derselben Art 2200; an einer solchen von 9,8 mm Durchmesser, also von einem viel älteren Thiere, 2820. An einer Linse von Acanthias vulgaris von 6,3 mm Durchmesser fand ich 1747; an einer solchen eines älteren Embryo, deren Durchmesser 4,4 mm betrug, dagegen nur 1632. An der Linse eines Spinax niger von 6,1 mm Durchmesser waren 1172 Radien vorhanden, und an der Linse eines sehr jungen, ca. 14 cm langen Scyllium catulus 1040. Endlich habe ich noch an der Linse einer Raja asterias von 4,5 mm größtem Durchmesser 1211 Radiärlamellen gezählt. Die Linsen von Torpedo marmorata, die ich schnitt, habe ich leider nicht senkrecht zur Achse getroffen und kann daher die Zahl der schief durchschnittenen Lamellen nicht sicher angeben; aber ich möchte doch bemerken, dass sie mir geringer zu sein scheint als bei Raja.

Aus den angeführten Zahlen lässt sich ein Schluss in phylogenetischem Sinne, etwa dahin gehend, dass bei tiefer stehenden Formen die Zahl der Radiärlamellen eine größere, bei höher stehenden eine kleinere wäre, nicht ziehen. Die Erfahrungen bei anderen Wirbelthieren sprechen, wie wir noch sehen werden, entschieden dagegen.

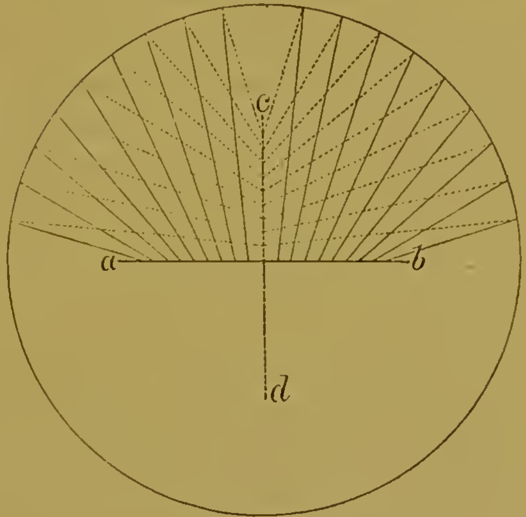
Ich habe auf Taf. XXIX, Fig. 10 *b* bis Fig. 16 kleine Stellen aus

Äquatorialschnitten durch Linsen verschiedener Selachier gezeichnet und man kann an denselben die Breite und Dicke der Fasern und die Dicke der Radiärlamellen mit einander vergleichen. Die betreffenden Stellen waren ungefähr gleich weit (ca. 0,5 mm) von der Oberfläche entfernt und wurden sämmtlich bei derselben Vergrößerung (Zeiss, Apochrom. Ölimm. 1,40) gezeichnet. Am schmalsten und zugleich am dünnsten sind die Fasern bei Chimaera (Fig. 13); ungefähr eben so schmal, dabei aber dicker sind sie bei Mustelus (Fig. 10 *b*); etwas breiter sind sie bei Acanthias (Fig. 14); noch breiter bei Pristiurus (Fig. 11); sodann folgt Raja (Fig. 15 und 16), und am breitesten und vielleicht zugleich auch am dicksten sind sie bei Spinax (Fig. 12).

Um die Faserbreite richtig zu beurtheilen, muss man sich übrigens erinnern, dass die Dicke der Radiärlamellen und damit zugleich die Breite der Fasern von innen nach außen zunimmt. Wenn man nun an einer Linse von Chimaera von 13,3 mm Durchmesser ungefähr 0,5 mm unter der Oberfläche Fasern von derselben Breite findet, wie bei einer Linse von Mustelus von 6,3 mm Durchmesser, so muss man sagen, dass die Linsenfasern der beiden Arten zwar absolut gleich breit, aber doch bei Mustelus relativ sehr viel breiter sind als bei Chimaera. Wenn man ferner findet, dass bei der erwähnten Mustelus-Linse die Fasern nur etwa halb so breit sind als bei einer fast eben so großen Linse von Spinax (Durchmesser 6,1 mm) (vgl. Fig. 10 *b* und 12), so steht diese Thatsache im vollen Einklang mit dem Zahlenverhältnisse der Radiärlamellen beider Linsen (2200 : 1172). —

Wenn man eine Linse, die längere Zeit in Alkohol gelegen hat, in Wasser legt und dann die Kapsel abzieht, so gelingt es leicht, mit einer Pincette ein Bündel von Fasern zu fassen und abzuziehen. Geht man dabei von der hinteren Linsenfläche aus und fasst man ein Bündel, das in der Mitte der hinteren Linsennaht, also am hinteren Linsenpol beginnt, so kann man es über den Äquator auf die vordere Fläche verfolgen und findet, dass es hier am Ende der Naht aufhört; fasst man umgekehrt ein Bündel, das am Ende der hinteren Linsennaht beginnt, so kann man es über den Äquator bis zur Mitte der vorderen Fläche verfolgen; fasst man endlich ein Bündel, das ungefähr in der Mitte zwischen dem hinteren Linsenpol und dem Ende der Naht beginnt, so kann man es bis zu einer korrespondirenden Stelle der vorderen Naht verfolgen. Die Linsenfasern zeigen also den in dem umstehenden Schema angezeigten Verlauf. In demselben

sind die Naht und die Fasern der hinteren Fläche mit vollen, die der vorderen mit punktirten Linien angegeben. Je weiter der Weg einer Faser an der hinteren Fläche ist, um so kürzer ist er an der vorderen und umgekehrt. — Der hier im Schema angegebene Verlauf der Fasern entspricht genau dem Verlauf der Spalten, wie er an der getreu nach dem Objekt gezeichneten Textfig. 1 (p. 516) zu sehen ist. Die Fasern gleichen Alters haben also ungefähr gleiche Länge. Fehlerhaft aber ist es, von Fasern einer und derselben Schicht zu reden; denn Schichten giebt es in der Linse nicht. Diese sind Kunstprodukte, von denen das histologische Bild nichts weiß. Da sich nun aber die Fasern zu Lamellen vereinigen, so können auch diese nicht genau meridional gestellt sein, sondern müssen vielmehr windschief verbogen sein. Freilich kann davon an einem einzelnen Schnitte durch die Linse nichts zu merken sein; aber man müsste sich davon überzeugen können, wenn man eine lückenlose Serie von Äquatorialschnitten von einer Linse anfertigte, die Schnitte skizzirte und dann die Skizzen zu einem Gesammtbilde vereinigte.



Textfig. 4.

Zum Schlusse will ich noch ein paar Worte über die Linsenkapsel sagen. Wie ich schon erwähnt habe, halte ich dieselbe für eine von der Linse zur Ausscheidung gebrachte Basalmembran und nicht für eine mesodermale Bildung. Sie stellt ein strukturloses Häutchen dar, an dem übrigens in seltenen Fällen eine deutliche Schichtung erkennbar ist; so konnte ich an einer sehr großen Mustelus-Linse am Äquator zwei und selbst drei Schichten von gleicher Dicke wahrnehmen. Die einzelnen Schichten waren von hyaliner Beschaffenheit. — Die Dicke der Kapsel betrug an einer Mustelus-Linse von 6,3 mm Äquatorialdurchmesser in der Mitte der vorderen Fläche ungefähr 0,012 mm, am Äquator 0,016 mm, und in der Mitte der hinteren Fläche höchstens 0,001 mm. Sie war also am Äquator am beträchtlichsten; von hier nahm die Dicke nach hinten rascher als nach vorn ab; am rascheste war die Abnahme unmittelbar hinter

dem Rande des Linsenepithels. Am Äquator einer Pristiurus-Linse von 8,8 mm Durchmesser betrug die Dicke der Kapsel nur 0,0072 mm; am Äquator einer Chimaera-Linse von 13,3 mm Durchmesser dagegen betrug sie 0,036 mm.

II. Amphibien.

A. Entwicklung. Ich habe die erste Entwicklung des Auges und speciell der Linse am genauesten am Axolotl, weniger vollständig an Triton taeniatus untersucht. Zur Untersuchung älterer Stadien habe ich hauptsächlich Larven von Salamandra maculosa und atra und von Triton cristatus verwendet.

Bei der Beschreibung halte ich mich zunächst an meine Beobachtungen am Axolotl und werde hier ausnahmsweise auch Einiges über die Entwicklung anderer Theile des Auges sagen.

Der jüngste Axolotl-Embryo, der deutlich und unzweifelhaft eine Linsenanlage erkennen ließ, hatte ungefähr 24 Urwirbel. Er war in Beziehung auf die Ausbildung der anderen Sinnesorgane entschieden weiter entwickelt, als der jüngste Pristiurus-Embryo, der etwas von einer Linsenanlage erkennen ließ; denn nicht bloß war das Epithel der Nasengrube dicker, sondern vor Allem war das Gehörbläschen schon vollkommen vom Ektoderm abgelöst.

Die Linsenanlage bildete eine dicke, aus Cylinderzellen zusammengesetzte Platte, an deren Aufbau sich lediglich die innere oder Sinnesschicht (»Grundschicht«) des Ektoderms betheiligte, während die äußere oder »Deckschicht« als eine einfache Lage sehr flacher Zellen unverändert darüber hinwegzog (Fig. 1, Taf. XXX). Die Zellen der Deckschicht enthielten feinkörniges Pigment, während die Linsenanlage selbst ganz frei von Pigment war. Es ist dies desshalb auffallend, weil sowohl die Riechplatte, als namentlich die Wände des Gehörbläschens Pigment enthielten. Die Linsenplatte zeigte sich gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt, ihre Zellen wurden nach der Peripherie niedriger und gingen allmählich in ein ziemlich flaches Epithel über. An der Körperoberfläche war die Stelle der Linsenanlage durch eine Abflachung oder eben merkliche Einsenkung ausgezeichnet. — Auch die Augenblase unterschied sich nicht unwesentlich von der von Pristiurus-Embryonen korrespondirenden Stadiums. Während hier die beiden Wände derselben im ersten Stadium der Linsenentwicklung gleich oder nahezu gleich dick sind, sind sie beim Axolotl bereits ganz typisch verschieden. Die mediale Wand ist ungemein dünn und aus sehr flachen Zellen zusammengesetzt, die

laterale außerordentlich dick und schon deutlich von außen her an der Stelle, wo sich die Linsenplatte findet, eingebuchtet. Beide Wände enthalten geringe Mengen von Pigment; in der lateralen, zur Retina sich entwickelnden Wand ist das Pigment hauptsächlich an der der Linsenanlage zugekehrten Seite gelegen und erstreckt sich von hier in mehr oder weniger langen Zügen nach der entgegengesetzten Seite. Dies stimmt übrigens mit der Thatsache überein, dass auch in der Anlage des Centralnervensystems das Pigment hauptsächlich an der Außenseite abgelagert ist.

Der typische Unterschied zwischen den beiden Wänden der Augenblase giebt sich beim Axolotl schon lange vor dem ersten Auftreten der Linse zu erkennen. Ja, sogar schon bei Embryonen mit 13 Urwirbeln erscheint die laterale Wand der primären Augenblase dicker, als die mediale.

Das Mesoderm schiebt sich bei Embryonen mit 24 Urwirbeln zwischen Ektoderm und Augenblase ungefähr bis zum Rand der Linsenplatte vor.

Wesentlich denselben Bau zeigte die erste Anlage der Linse noch bei vier anderen Embryonen gleichen Alters; nur war zuweilen die Einsenkung an der Außenfläche des Körpers etwas tiefer, als in dem beschriebenen Fall.

Bei einem etwas älteren Embryo, dessen Urwirbel ich aber nicht gezählt habe, bot das Auge auf dem Querschnitt das auf Fig. 2, Taf. XXX wiedergegebene Bild. Die Linsenplatte war erheblich dicker und, wenn sie auch noch nicht zu einer Grube vertieft war, so ließ sie doch schon die Tendenz hierzu deutlich erkennen. Ihre Zellen waren ungemein hoch, zumeist kegelförmig und sichtlich sehr fest an einander gepresst. Ihre Kerne waren, wenn sie auch nicht alle in gleicher Höhe standen, doch fast durchwegs dem basalen Ende mehr, als dem freien, genähert. Die Deckschicht zeigte gegen früher kaum irgend eine wesentliche Veränderung. — Auf der linken Seite desselben Embryo, dem die Fig. 2 entnommen ist, war die Linse um eine Spur weiter entwickelt, indem sich hier in der That bereits eine kleine Grube gebildet hatte.

Im Übrigen zeigte das Auge dieses Embryo nicht viel Besonderes. Abgesehen davon, dass die laterale Wand der Augenblase, entsprechend der mächtigeren Ausbildung der Linsenplatte tiefer eingestülpt war, zeigte sie kaum eine Veränderung. Dagegen war es im höchsten Grade auffallend, dass das ganze Auge, obwohl es doch zweifellos weiter entwickelt war, als das des früher beschriebenen Stadiums,

doch erheblich kleiner war, als dieses. Ganz derselben Thatsache begegnen wir auch in späteren Stadien. Da dieser Gegenstand eine weitgehende, allgemeine Bedeutung besitzt, will ich bei demselben etwas verweilen. Jeder, der die Figuren der Taf. XXX, die sämmtlich bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet sind, aufmerksam betrachtet, wird die Beobachtung machen, dass, wie erwähnt, das Auge im Stadium der Fig. 2 kleiner ist als im Stadium der Fig. 1, dann aber auch in dem der Fig. 4 kleiner, als in dem der Fig. 3, ja selbst kleiner als in dem der Figg. 1 und 2, in dem der Fig. 7 endlich kleiner, als in dem der Fig. 6. Und doch kann es nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass das Auge im Stadium der Fig. 4 weiter entwickelt ist, als in den Stadien der Figg. 1—3 oder im Stadium der Fig. 7 weiter, als in dem der Fig. 6. Da nun von vorn herein nicht die Möglichkeit auszuschließen war, dass das Auge bei einem im Übrigen weniger weit entwickelten Embryo besser ausgebildet sein konnte, als bei einem weiter entwickelten und umgekehrt, so habe ich auch die übrigen Organisationsverhältnisse, vor Allem die Ausbildung der anderen Sinnesorgane, in Betracht gezogen. Dabei hat sich aber gezeigt, dass eine solche Annahme durchaus unstatthaft war, dass also der Embryo der Fig. 4 auch in seinen übrigen Organisationsverhältnissen weiter entwickelt war, als die Embryonen der Figg. 1—3, und eben so auch der Embryo der Fig. 7 weiter als der der Fig. 6. — Es war nun aber noch an die weitere Möglichkeit zu denken, dass in späteren Stadien zwar das Auge kleiner, aber der Gesammtquerschnitt des Kopfes doch größer sein könnte, als bei jüngeren Embryonen. Ich habe daher bei allen Embryonen die Höhe und Breite des Querschnittes durch den Kopf gemessen; diese Messungen haben gezeigt, dass bei Embryonen mit kleinerem, aber weiter ausgebildetem Auge auch der ganze Kopf kleiner, bei Embryonen mit großem, aber weniger weit entwickeltem Auge auch der ganze Kopf größer war. Daraus geht mit aller Sicherheit hervor, dass die Größe eines Embryo noch keinen sicheren Maßstab für das Alter oder, richtiger, für die Organisationshöhe desselben abgiebt. Es kann vielmehr ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein großer[1]. Nun erhob sich aber noch eine andere Frage. Vielleicht war bei dem kleineren, aber weiter entwickelten Embryo die Zahl der Zellen größer, als bei dem größeren, aber weniger weit ent-

---

[1] Vgl. darüber: ALFRED FISCHEL, Über Variabilität und Wachsthum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.

wickelten. Aber auch dies war nicht der Fall. Ein Vergleich der Figg. 1 und 4 lehrt ohne Weiteres, dass die Zellenzahl bei den weiter entwickelten Embryonen keineswegs größer zu sein braucht, als bei den weniger entwickelten; ja sie kann sogar etwas kleiner sein. Es kann also ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein, als ein großer, und doch kann seine Zellenzahl eine geringere sein. Diese Thatsache ist von höchstem Interesse und regt zu weiterem Nachdenken an. Wir waren immer gewohnt, anzunehmen, dass gleich große Embryonen auch gleich weit entwickelt sind und dass gleich weit entwickelte Embryonen auch ungefähr die gleiche Zahl von Zellen haben und nun sehen wir, dass die Thatsachen diese Annahme durchaus nicht rechtfertigen. Wie diese Thatsachen zu verstehen sind, ist freilich schwer zu sagen. Gewiss wird man annehmen dürfen, dass kleinere Embryonen sich aus kleineren Eiern entwickelt haben, aber diese Annahme erklärt nicht die Thatsache, dass weiter entwickelte Embryonen nicht nothwendig mehr Zellen zu haben brauchen, als weniger weit entwickelte.

Ich fahre nun mit der Beschreibung der Entwicklung des Auges fort. Das dritte Stadium (Fig. 3, Taf. XXX) zeigt uns die Linsenplatte zu einer tiefen Grube eingesenkt. In der Höhle der Grube liegt eine Zelle, aus deren Pigmentgehalt hervorgeht, dass sie der Deckschicht des Ektoderms angehört und bei der Einstülpung nur mechanisch in die Grube hineingezogen wurde. Es können übrigens auch Zellen der Sinnesschicht in der Höhle liegen; dies ist z. B. auf der anderen Seite desselben Embryo, dem dieses Bild entnommen ist, der Fall. Solche Zellen müssen aus irgend einem uns nicht näher bekannten Grunde aus der Reihe ihrer Genossen getreten sein. — Die Augenblase ist jetzt noch tiefer eingestülpt, als früher; zwischen ihr und der Linsenanlage ist auch jetzt nur ein enger, spaltförmiger Raum ohne zelligen Inhalt vorhanden. Die laterale Wand der Augenblase enthält nur noch wenig Pigment, die mediale scheint etwas mehr zu enthalten. In beiden Wänden nimmt die Menge der Dotterplättchen allmählich ab. — Das spärliche, die Augenblase außen umgebende Mesoderm zeigt nichts Besonderes. — Bei einem zweiten Embryo desselben Stadiums war die Linsengrube auf beiden Seiten ganz leer.

Bei einem etwas älteren Embryo stand die Linsenanlage auf der rechten Seite eben im Begriff, sich vom Ektoderm abzuschnüren (Fig. 4, Taf. XXX) und auf der linken Seite war die Abschnürung augenscheinlich schon vollzogen. Solche geringe Differenzen zwischen beiden Körperseiten trifft man nicht ganz selten. Auf beiden Seiten

des erwähnten Embryo umschloss die Linse eine kleine Höhle ohne zelligen Inhalt. Auffallend weit war bei diesem Embryo schon das Mesoderm zwischen Augenblasenwand und Ektoderm vorgedrungen und reichte fast bis an die Linse heran. Im Übrigen bot dieser Embryo in Beziehung auf sein Auge — von der schon erwähnten Kleinheit der ganzen Anlage abgesehen — keine bemerkenswerthen Eigenthümlichkeiten.

Alsbald löst sich das Linsenbläschen vollständig von seinem Mutterboden ab (Fig. 5, Taf. XXX) und die Sinnesschicht schließt sich über ihm, ohne eine Trennungsspur zu hinterlassen. An manchen Embryonen sieht man allerdings noch unmittelbar nach erfolgter Ablösung das Linsenbläschen sich gegen das Ektoderm andrängen und in eine Grube der Sinnesschicht einlegen.

Die Höhle des Linsenbläschens ist ziemlich unregelmäßig; an dem abgebildeten Schnitte war sie mehr dreieckig, als rund und vollkommen frei von zelligen Elementen. — Der früher spaltförmige Raum zwischen Linse und Retina hatte sich bedeutend erweitert, war aber allem Anscheine nach ganz ohne geformten Inhalt. Das Mesoderm zeigte das deutliche Bestreben, sich zwischen Linse und Ektoderm einzudrängen. Das Pigment in der äußeren Lamelle der sekundären Augenblase war entschieden in reichlicherer Menge entwickelt, als früher. In der inneren, zur Retina sich entwickelnden Lamelle war es dagegen fast vollständig geschwunden. Eben so waren nur mehr geringe Reste von Dotterplättchen in Linse und Retina zu finden. Die Mesodermzellen, welche die Augenblase von außen her bedeckten, ließen vielleicht die erste Andeutung einer Gruppirung zu einer zusammenhängenden Schicht erkennen.

Bald darauf machen sich an der Linse die ersten Unterschiede zwischen medialer und lateraler Wand bemerkbar. Die Zellen der medialen Wand wachsen zu größerer Länge aus und zwar ist es das freie, dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende, welches diese Verlängerung erfährt (Fig. 6, Taf. XXX). In der Höhle des Bläschens können wieder, wie auch in dem abgebildeten Fall, einige Zellen liegen; wie wenig Bedeutung einem solchen Verhalten zuzuschreiben ist, geht schon daraus hervor, dass auf der anderen Seite desselben Embryo die Höhle ganz frei von Zellen war und nur eine Zelle etwas weiter in das Lumen vorsprang. Ob sich solche Zellen später wieder zwischen die übrigen Epithelzellen einordnen oder ob sie zerfallen und zu Grunde gehen, ist schwer zu sagen. Vielleicht kann beides geschehen. So sieht man in der Linse der Fig. 6

dorsal von den zwei großen, centralen Kernen ein rundliches, sehr intensiv gefärbtes Chromatinkorn, von dem ich glauben möchte, dass es von einem im Zerfall oder in Rückbildung begriffenen Zellkern stamme.

Zwischen Linse und Ektoderm liegt jetzt eine einfache Lage platter Mesodermzellen, und da diese Zellen sich später zweifellos an dem Aufbau der bindegewebigen Grundlage der Cornea betheiligen, so darf man wohl in dieses Stadium die erste Anlage der Hornhaut verlegen. Wichtig scheint es mir, dass zu dieser Zeit die Deckschicht des Ektoderms noch reichlich Pigmentkörnchen enthält.

Auch die Augenblase zeigt den Beginn einer Differenzirung. Die Retina ist nämlich an zwei Stellen des Querschnittes abgeknickt und damit ist, wie wir sehen werden, eine Scheidung in die Pars optica und die Pars caeca, mit welch letzterem Namen ich die Pars ciliaris und iridica zusammen bezeichnen will, eingeleitet. An der Grenze zwischen beiden Theilen der Retina, also an der Knickungsstelle, weichen die Kerne von innen her zurück. — Die Menge des Pigments der äußeren Wand der Augenblase hat gegen früher entschieden zugenommen. — In der Mitte der Außenfläche der Retina, da, wo sich auf dem Schnitt die äußere Wand der Augenblase von der inneren abgehoben hat (bei *st*), sitzen den Zellen kleine Buckel auf, die rundliche, mit hellem Inhalt erfüllte Vacuolen enthalten. Damit ist der erste Anfang der Differenzirung eines Neuroepithels gemacht. Es scheint mir von Interesse, dass diese Differenzirung am hinteren Pol der Augenachse den Anfang nimmt. — Der Opticus lässt bereits feine Fasern erkennen. — Das der Augenblase aufliegende Mesoderm ordnet sich deutlicher als früher zu einer Hülle derselben um.

Die weitere Ausbildung der medialen Wand des Linsenbläschens macht nun rasche Fortschritte. Im nächsten Stadium springt diese Wand schon als ein kleiner Hügel in das Lumen des Bläschens vor (Fig. 7, Taf. XXX). Dabei färben sich die freien Enden der Zellen mit Kochenillealaun erheblich dunkler, als die basalen. — Im Übrigen hat aber das Auge kaum irgend welche Fortschritte in der Entwicklung gemacht. Um so beträchtlicher sind dieselben im nächsten Stadium.

Die Linsenfasern erfüllen jetzt (Fig. 8, Taf. XXX) fast die ganze Höhle des Linsenbläschens. Sie sind unregelmäßig koncentrisch über einander gelagert und die am meisten in der Peripherie gelegenen stoßen mit ihren basalen Enden am hinteren Linsenpol an einander. Unter dem Epithel der Cornea findet sich eine dünne Fibrillen-

lage, welche zweifellos den hier liegenden Mesodermzellen den Ursprung verdankt und sich kontinuirlich in die oberflächlichste Cutisschicht fortsetzt. Ich habe mich von dieser Thatsache auch an Larven von Salamandra maculosa und atra aufs sicherste überzeugt und eben so auch an Knochenfischen (Hecht und Forelle) und stehe daher nicht an, die Bowman'sche Membran, die sich aus dieser ersten Fibrillenschicht entwickelt, zusammen mit der oberflächlichsten Lage von Hornhautkörperchen als Cutisschicht der Cornea zu bezeichnen.

Unter der Cornea, nahe dem Rande der Augenblase, finden sich zwei große Gefäßquerschnitte; ich werde darauf bei der Beschreibung der späteren Stadien noch zurückkommen. — Die Scheidung der Retina in eine Pars optica und Pars caeca ist noch schärfer, als früher, und beide Theile haben eine ziemlich weitgehende Differenzirung erfahren. Vor Allem gilt dies von der Pars optica. An ihr kann man schon dieselben Schichten unterscheiden, welche die fertige Retina charakterisiren. Man trifft von innen nach außen: 1) eine äußerst dünne Lage von Opticusfasern, die nur beim Sehnerveneintritt eine größere Dicke zeigt; darauf folgt: 2) eine einfache Lage von Kernen, die Zellkerne der Ganglienzellenschicht; 3) ein ziemlich breiter, heller Streifen, der bei starker Vergrößerung feine Fäserchen erkennen lässt, die sich vielfach durchkreuzen, die innere reticuläre Schicht; 4) eine sehr dicke Lage von Zellkernen, die fast überall zu dreien über einander liegen, die innere Körnerschicht; 5) ein sehr dünner, eben merkbarer, heller Streifen, die äußere reticuläre Schicht; sodann 6) eine Lage von Kernen, die augenscheinlich zwei Schichten bilden, die äußere Körnerschicht, und endlich 7) die Stäbchenzapfenschicht. Diese hatte sich schon in den zwei vorhergehenden Stadien in Form von rundlichen Buckeln, welche den Kernen an der Außenfläche der Retina aufsaßen und kleine rundliche Vacuolen enthielten, bemerkbar gemacht. Jetzt sind diese Buckel fast durchwegs zu flaschenförmigen Körpern ausgewachsen, an denen man deutlich ein Innen- und ein Außenglied unterscheiden kann. — Ich wage nicht die Frage zu entscheiden, ob wir es hier mit Stäbchen oder Zapfen zu thun haben; wenn diese Gebilde auch mehr Stäbchen als Zapfen ähnlich sehen und zwischen ihnen kleinere, zapfenähnliche Gebilde nur in geringer Menge vorkommen, so unterscheiden sie sich doch auch wieder so auffallend von den Stäbchen der entwickelten Amphibienretina, dass es mir gerathen erscheint, zu sagen, es habe noch keine Differenzirung dieser Bildungen zu Stäbchen und Zapfen stattgefunden;

Stäbchen und Zapfen gehen vielleicht aus einer gemeinsamen Grundform hervor. Es soll davon weiter unten noch die Rede sein. Das Pigment in der äußeren, zum Tapetum nigrum umgewandelten Wand der Augenblase ist bedeutend vermehrt und namentlich an der der Retina zugewendeten Seite sehr mächtig entwickelt. — An der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca sind wieder, wie früher, kernfreie Stellen. An der Pars caeca, die sich zum überwiegenden Theile wohl zur Pars iridica entwickelt, ist die äußere, aus dem Tapetum fortgesetzte Lage dicker, als dieses, und ihre Dicke nimmt noch gegen den Umschlagsrand zu. Je höher die Zellen werden, um so ärmer werden sie an Pigment.

Das die Augenblase umgebende Mesodermgewebe bildet jetzt eine geschlossene Hülle, in der sich hier und da Pigmentkörnchen finden.

Im nächsten Stadium (Fig. 9, Taf. XXX) hat das Auge an Umfang sehr zugenommen, jedoch hat, von dieser Größenzunahme abgesehen, eigentlich nur die Linse eine namhaftere Weiterbildung erfahren. Am hinteren Pol der Linse bemerkt man eine Grube oder einen Schlitz, dessen Wände von den basalen Enden der jüngsten Linsenfasern gebildet werden. Der schon erwähnte Unterschied zwischen freien und basalen Enden der Fasern ist auch jetzt an den jüngsten Linsenfasern deutlich zu erkennen. — Auch an den Kernen zeigen sich je nach dem Alter der Fasern bemerkenswerthe Unterschiede. Während die Kerne des Linsenepithels und eben so auch die Kerne der sich unmittelbar daran anschließenden Linsenfasern ein sehr gleichmäßiges, ungemein zartes, chromatisches Gerüst enthalten, wird dieses mit zunehmendem Alter der Fasern gröber und dabei lockerer; es treten größere, weniger tingirbare nucleolenartige Bildungen auf und die Kerne erscheinen demgemäß heller, als die Kerne des Linsenepithels und der jungen Fasern.

In dem nächsten, von mir untersuchten Stadium, bei einer Larve, die im konservirten Zustande 13 mm maß, zeigte das Auge auf dem Querschnitte das in Fig. 10, Taf. XXX wiedergegebene Bild. Die Linse war ungemein groß, von ovaler Form, das stumpfe Ende nach innen, das spitze nach außen gewendet. Sie ließ auf dem Medianschnitt einen überaus regelmäßigen Bau erkennen. Ein solches Bild einer Linse sieht aus wie ein Schnitt durch eine Gastrula. Das Linsenepithel zeigte auf der hinteren Fläche den Beginn einer regelmäßigen Anordnung. Wie nämlich die Anschnitte durch die Linse deutlich erkennen lassen (vgl. Fig. 10 *a*), beginnen sich die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen zu ordnen. Die

nothwendige Folge davon ist, dass sich die Linsenfasern von nun an zu radiären Lamellen ordnen. Auf dem Schnitte durch die Mitte der Linse (Fig. 10) sieht man, dass sich die Kerne der Zellen, welche jene Reihen bilden, dachziegelförmig über einander legen.

Die Linsenfasern zeigen noch im Wesentlichen dieselbe Beschaffenheit, wie früher. Basales und freies Ende sind typisch von einander verschieden; das basale ist verdickt und besitzt einen feinkörnigen, zuweilen, wie es scheint, undeutlich längsstreifigen Inhalt, das freie ist sehr in die Länge gezogen, stark abgeplattet, von homogener Beschaffenheit und starkem Lichtbrechungsvermögen. An den Kernen der Linsenfasern sind dieselben Unterschiede, wie früher, zu erkennen. Häufig sieht man in den centralen Kernen helle Vacuolen, die mit dunkleren Inhaltskörnern erfüllt sind.

In der Mitte der hinteren Fläche, da, wo die basalen Enden der Fasern einander begegnen, ist wieder eine tiefe Spalte erkennbar, die sich von der Oberfläche fast bis ins Centrum der Linse verfolgen lässt. — Ob schon eine Kapsel vorhanden ist, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Das Epithel der Cornea ist jetzt vollkommen frei von Pigment.

Die Differenzirung der Retina hat weitere Fortschritte gemacht. Ihre Schichtung ist nicht überall gleich deutlich; in der Mitte ist sie am besten ausgebildet und sie wird um so undeutlicher, je mehr man sich der Peripherie nähert. In einiger Entfernung von der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca hört sie ganz auf. Namentlich die Stäbchenzapfenschicht lässt gut erkennen, wie die Differenzirung von der Peripherie zum Centrum allmählich zunimmt. Die Pars caeca lässt die Zusammensetzung aus zwei Blättern deutlich erkennen. Das äußere, das eigentlich nur der vordere Theil des Tapetum ist, ist am Rand etwas verdickt und das Pigment in ihm vermehrt. Aber auch in dem inneren, aus der eigentlichen Retina fortgesetzten Blatte hat vom Rande her die Pigmentbildung begonnen. Der äußeren Fläche der Pars iridica liegt oben und unten ein Gefäß auf und an den meisten Schnitten sieht man überdies noch einige flache, zum Theil pigmentirte, Bindegewebszellen. Dieses Bindegewebe mit den Gefäßen stellt die erste Anlage des Stroma iridis dar. Man kann aber nicht einen Augenblick zweifelhaft sein, dass die eigentliche Grundlage der Iris die Pars iridica retinae und nicht das bindegewebige Stroma ist. Es wird davon noch in einem späteren Abschnitte die Rede sein.

Ein Vergleich der Figg. 8, 9 und 10 (Taf. XXX) lehrt, dass die Gefäße, welche später zu Irisgefäßen werden, Anfangs eine etwas

andere Lage haben und erst allmählich auf die vordere Fläche der Pars iridica retinae rücken.

Eine Thatsache, von der man sich sowohl in diesem, wie in den nächst vorhergehenden Stadien leicht überzeugen kann, besteht darin, dass weitaus die meisten Theilungsfiguren der Retina an der Grenze zwischen Pars optica und Pars caeca zu finden sind. Dort, wo die Retina bereits in die einzelnen Schichten gesondert ist, habe ich in den letzten Stadien überhaupt keine Theilungsfiguren mehr finden können, obwohl doch sonst die Menge derselben in meinen Präparaten eine sehr große ist. Wir dürfen daher der Grenzzone zwischen beiden Abschnitten der Retina eine besondere Wachsthumsenergie zuschreiben. Dies gilt aber nur für die späteren Stadien, in jüngeren trifft man, wie auch die Figg. 2, 3, 4 und 6 lehren, Theilungsfiguren auch in der Mitte.

Eine Eigenthümlichkeit, die allen Stadien gemeinsam ist, besteht darin, dass, wie schon lange bekannt ist und in der jüngsten Zeit von Schaper ganz besonders nachdrücklich hervorgehoben wurde, die Theilungsfiguren stets an der äußeren, dem Tapetum zugewendeten Seite der Retina gelegen sind. Ob wir aus dieser Eigenthümlichkeit, welche die Retina mit dem Centralnervensystem gemein hat, indem auch hier die Theilungsfiguren stets an der dem Lumen zugewendeten Seite stehen, den Schluss ziehen dürfen, dass die Retina Anfangs den Formwerth eines einschichtigen Cylinderepithels besitze, will ich dahingestellt sein lassen.

In dem Raum zwischen Linse und Retina habe ich auf den Schnitten durch das rechte Auge im Ganzen nur drei Zellen gefunden, darunter eine in Theilung; im linken Auge konnte ich mich aber mit Sicherheit auch nicht von der Existenz einer einzigen Zelle überzeugen. An einem anderen gleich weit entwickelten Embryo fand ich in diesem Raum zwei oder drei Zellen im rechten, fünf bis sechs im linken Auge. Die Zellenzahl schwankt also. — Von der Eintrittsstelle des Opticus zieht ein feiner Faden zur hinteren Linsenfläche (vgl. Fig. 10); dort, wo er sich an diese ansetzt, war in einem Fall ein Zellkern zu sehen. Auch sonst durchziehen vereinzelte feine Fäden den erwähnten Raum.

Das, dem Tapetum außen aufliegende Mesodermgewebe zeigt den ersten Beginn einer Sonderung in zwei Schichten, indem die inneren Zellen Pigment entwickeln, die äußeren zumeist pigmentlos bleiben. Damit ist der Anfang einer Differenzirung in Chorioidea und Sklera gegeben.

Bei den beiden ältesten von mir untersuchten Axolotl-Larven, die im konservirten Zustande 15, bezw. 16,5 mm maßen, war die Linse schon mehr kugelig als oval; immerhin aber war die Hauptachse noch etwas länger als der Äquatorialdurchmesser. Die Zellen des Linsenepithels waren deutlicher, als bei den 13 mm langen Larven, an der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen geordnet. Die innersten Linsenfasern hatten ihre Kerne verloren.

An der Retina war die Differenzirung der einzelnen Schichten weiter gediehen. Vor Allem war schon ein deutlicher Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen zu erkennen. Ich habe einen Schnitt durch die Mitte der Retina einer 15 mm langen Larve auf Taf. XXXI, Fig. 2 bei Ölimmersion gezeichnet.

Wie schon früher erwähnt, nimmt die Differenzirung der Retina vom hinteren Pol der Augenachse ihren Ausgang und schreitet von da nach der Peripherie weiter. Man trifft also immer an der Peripherie jüngere Zustände, als in der Mitte. Ich habe nun in Fig. 2 *a*, Taf. XXXI, mehrere Neuroepithelzellen von der Peripherie der Retina einer 16,5 mm langen Larve abgebildet. Das erste Bild zeigt uns ein Außenkorn, dem ein kleiner, homogener Buckel aufsitzt, der sich mit Boraxkarmin ziemlich dunkel gefärbt hat und auf welchem außen noch ein ganz kleiner, heller, ungefärbter Kegel sitzt. Daneben sieht man eine Neuroepithelzelle, deren Buckel stark in die Länge gewachsen ist und im Inneren eine Vacuole enthält. In der zweiten Reihe ist zunächst eine Zelle dargestellt, die ähnlich aussieht, wie die erste Zelle der obersten Reihe. Die zweite Zelle hat in so fern eine Weiterbildung erfahren, als zwischen dem Kern und der homogenen Masse eine ziemlich große Vacuole aufgetreten ist, in deren flüssigem Inhalte ein paar stark lichtbrechende Körner liegen. Zugleich ist der kleine Kegel länger und dicker geworden und in ihm bemerkt man gleichfalls einige helle Körner. Noch weiter sind diese Eigenthümlichkeiten in der dritten Zelle der ersten Reihe gediehen. — In der ersten Zelle der dritten Reihe ist die Vacuole, die nach außen auf den Kern folgt, von besonderer Größe und Regelmäßigkeit; die zweite Zelle stellt schon eine typische Stäbchenzelle dar. An dem Stäbchen können wir, wie auch an den Stäbchen der Fig. 2, ein Außen- und ein Innenglied unterscheiden und zwischen beiden eine quere, ziemlich dunkel tingirte Scheibe, die, wie die Bilder der Fig. 2*a* lehren, zweifellos aus der homogenen Masse hervorgegangen ist, die den Kernen der jungen Neuroepithelzellen außen aufsitzt. Diese Scheibe stellt den Schaltkörper Ranvier's dar, während die

helle Substanz zwischen ihm und dem Kern, die bei ihrem Auftreten als Inhalt einer Vacuole imponirt, RANVIER's Nebenkörper darstellt. Das Außenglied, das später noch bedeutend in die Länge wächst, und z. B. beim erwachsenen Salamander nach Fixirung in FLEMMING-scher Flüssigkeit sich in zahlreiche quere Scheiben gliedert, ist bei der Axolotl-Larve von stark lichtbrechenden Körnern durchsetzt, die in Reihen geordnet sind und dadurch dem ganzen Außenglied ein streifiges Aussehen verleihen. Es erscheint mir sehr wahrscheinlich, dass bei der Bildung und dem Wachsthum des Außengliedes der Schaltkörper eine wichtige Rolle spielt.

Über die Entstehung der sogenannten LANDOLT'schen Kolben der Amphibienretina habe ich keine Beobachtungen angestellt. —

Es ist schon von vielen Seiten die Frage erörtert worden, ob die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären einfach eine mechanische Folge der Entwicklung der Linse oder aber ein Vorgang sei, der im Grunde selbständig abläuft und nur der Zeit nach mit der Entwicklung der Linse zusammenfällt. Es hat sich darüber eine ganze Litteratur angehäuft, da fast Jeder, der sich mit der Entwicklung des Auges beschäftigte, sich darüber geäußert hat. Ich will von dieser Litteratur hier absehen, da es sich dabei meistens weniger um wirklich beweiskräftige Beobachtungen, als um zum Theil vorgefasste Meinungen handelt[1]; dagegen will ich eine Beobachtung mittheilen, die mir in dieser Frage ausschlaggebend zu sein scheint. Der Zufall hat mir vor mehreren Jahren einen Axolotl-Embryo in die Hand gespielt, der eine ganz eigenartige Missbildung des Kopfes zeigte. Das Ektoderm und alle ektodermalen Gebilde waren auf der linken Seite kaum halb so mächtig entwickelt als rechts. Der Kopf war in Folge dessen stark nach links gebogen. Die Nasengrube dieser Seite war klein und

[1] Nur einen von v. KUPFFER erwähnten Fall will ich hier berühren. Er betrifft einen von HERMANN BECKER beschriebenen Mikrophthalmus beim Menschen. An dem Bulbus fehlten die Linse, das Corpus ciliare, die Iris und die Pupille. Die Chorioidea adhärirte der Cornea, Tapetum nigrum und Retina waren vorn geschlossen, — alles das sind Umstände, die es möglich erscheinen lassen, dass vor der Geburt eine Verletzung des Auges stattgefunden hatte. So weit ich mir aus der Darstellung v. KUPFFER's ein Bild machen kann, scheint mir der Fall nicht so beschaffen gewesen zu sein, dass er den Satz rechtfertigte: »hier dürfte mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, dass der normale Process der Linsenbildung überhaupt nicht stattgefunden hatte«. Vgl. v. KUPFFER, Verhandl. der anatom. Gesellsch. auf der zehnten Versammlung in Berlin 1896.

ihre Wände dünn; das Gehörbläschen schien etwas nach vorn geschoben zu sein und war nur etwa halb so groß als rechterseits. Dabei war auch das ganze Gehirn auf der linken Seite, obwohl es dieselben Abschnitte, wie auf der rechten, erkennen ließ, doch außerordentlich viel dünner und schmächtiger. Es musste also schon bei der ersten Entwicklung des Embryo ein Defekt im Bereiche des Ektoderms der linken Seite bestanden haben. Das interessanteste Verhalten aber zeigte das Auge. Ich habe einen Schnitt, der beide Augen gleich voll traf, auf Taf. XXX, Fig. 11 abgebildet. Rechts (auf der Figur links) war das Auge ganz normal entwickelt; die Augenblase war tief eingestülpt und die Linse, welche im Anschnitte getroffen ist, hatte sich vollständig vom Ektoderm abgelöst. Auf der linken Seite war dagegen von einer Linse überhaupt nichts, oder wenigstens nichts Sicheres zu erkennen; es müsste denn sein, dass die Ektodermverdickung, die man bei l^1 an der dorsalen Seite des Kopfes sieht, und die auf der gesunden Seite kein Analogon hat, als eine rudimentäre, ganz aus der Lage gebrachte Linsenanlage aufzufassen wäre. Jedenfalls konnte aber diese Bildung keinen Einfluss auf die Entwicklung der Augenblase nehmen. Nun war auch auf der linken Seite eine sekundäre Augenblase vorhanden (ab^1); aber diese war sehr viel kleiner und viel weniger regelmäßig, als rechts. Indess konnte man, wie hier, ganz deutlich zwei Blätter, ein dünnes äußeres und ein dickes inneres, unterscheiden. Unter ihr lagen einige Mesodermzellen, aber nichts, was einer Linse auch nur im entferntesten vergleichbar war. Wir dürfen daher wohl sagen, dass die Einstülpung der primären Augenblase und ihre Umbildung zur sekundären ein Vorgang ist, der auch unabhängig von der Linsenbildung erfolgen kann, der aber, wenn diese ausbleibt, nicht mit der Regelmäßigkeit abläuft, wie unter normalen Verhältnissen. —

Bei Triton taeniatus geht die Entwicklung der Linse in wesentlich derselben Weise vor sich, wie beim Axolotl, nur setzt sie schon früher ein. Während man nach dem früher Gesagten beim Axolotl den Anfang der Linsenbildung ungefähr in das Stadium von 24 Urwirbeln zu verlegen hat, bemerkt man bei Triton taeniatus schon im Stadium von 16 Urwirbeln eine kleine Einsenkung des Ektoderms an der Stelle, wo sich die Linse bildet. Interessant ist dabei, dass solche Tritonembryonen in Beziehung auf die Ausbildung ihrer übrigen Sinnesorgane, wenigstens in Beziehung auf das Gehörbläschen und die Riechgrube, eben so hoch stehen, wie Axolotl-Embryonen

von 24 Urwirbeln. Beim Axolotl dürfte sich das Linsenbläschen im Stadium von etwa 35—36 Urwirbeln vollständig vom Ektoderm ablösen; beim Triton kann ich aber schon im Stadium von ungefähr 22 Urwirbeln keine sichere Verbindung mehr zwischen beiden erkennen. Im Übrigen jedoch bestehen kaum nennenswerthe Unterschiede zwischen Axolotl und Triton. Wie dort, macht sich auch hier bei der Umbildung der Epithelzellen in die Linsenfasern schon frühzeitig ein Unterschied zwischen freier und basaler Seite der Zellen bemerkbar, und auch hier ordnen sich die Zellen des Epithelrandes schon bald zu meridionalen Reihen.

Angesichts dieser Übereinstimmung in der Entwicklung der Linse sind die Differenzen in der Entwicklung der Retina in hohem Grade auffallend. In einem Stadium, welches dem Stadium der Fig. 10, Taf. XXX vom Axolotl entspricht, ist beim Triton die Ganglienzellenschicht mindestens drei, die innere Körnerschicht mindestens fünf Zellen dick, während die äußere Körnerschicht eine einfache Lage sehr regelmäßig gestellter Zellkerne enthält. Die Ausbildung der Stäbchenzapfenschicht scheint bei beiden Formen in der gleichen Weise zu erfolgen. Während es mir aber beim Axolotl nicht gelingen wollte, Zwillingszapfen zu finden, sehe ich solche bei älteren Tritonlarven in jedem Schnitt. Wenn man die Querschnittsbilder der Retina beider Formen mit einander vergleicht, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, dass das Sehvermögen des Triton ungleich besser sein muss, als das des Axolotl, ein Gedanke, der auch noch, wie im nächsten Abschnitt gezeigt werden wird, durch andere Erscheinungen nahegelegt wird. —

Die Entwicklung der Linse geht indessen gewiss nicht bei allen Amphibien, ja nicht einmal bei allen Urodelen in derselben Weise vor sich wie beim Axolotl und Triton. Ich habe zwei junge Embryonen von Salamandra atra von 8, bezw. 8,6 mm Länge (nach Pikrinsäure-Sublimathärtung) geschnitten. Während bei dem älteren der beiden die Linse ungefähr das Aussehen hatte, wie bei dem Axolotl-Embryo der Fig. 9, Taf. XXX, bot sie bei dem jüngeren das Bild der Fig. 1, Taf. XXXI. Sie erinnerte sehr an das Verhalten der Pristiurus-Linse, etwa im Stadium der Fig. 8 oder 9, Taf. XXVIII. Und vielleicht gestattet diese Ähnlichkeit auch einen Schluss auf eine ähnliche Entwicklung; es müsste dann die Höhle des Linsenbläschens in anderer Weise entstehen, als beim Axolotl oder Triton. Nun ist es aber noch weiterhin interessant, dass bei dem älteren der beiden Embryonen, bei dem, wie gesagt, die Linse ungefähr

das Bild der Fig. 9, Taf. XXX bot, die Retina noch nicht die geringste Spur einer Differenzirung in einzelne Schichten erkennen ließ. Alles das sind Thatsachen, die zum Denken anregen. Ein Axolotl oder Triton verlässt schon sehr früh das Ei und hat dann für seinen Unterhalt selbst zu sorgen; er muss daher auch möglichst bald in den Gebrauch seiner Sinnesorgane gesetzt werden. Eine Salamandra atra dagegen verbringt ihre ganze Larvenzeit im Uterus der Mutter und kann sich daher, so zu sagen, mit der Entwicklung ihrer Sinnesorgane und speciell ihrer Augen Zeit lassen. —

Von der Linse einer Necturus-Larve von 21 mm Länge erwähne ich hier nur, dass das Epithel noch sehr weit auf die Hinterfläche reichte und dass die Zellen am Epithelrand deutlich zu meridionalen Reihen geordnet waren.

Eine kontinuirliche Reihe älterer Stadien habe ich nur von Salamandra atra untersucht, und zwar Larven von 2,6, 3,0, 3,9 und 4,9 cm Länge. Der Bau der Linse gleicht schon bei den jüngsten dieser Larven so sehr dem Bau der fertigen Linse, dass ich es für unnöthig halte, hier genauer darauf einzugehen.

Die Linsenentwicklung der Anuren habe ich nicht untersucht. —

Es ist wohl selbstverständlich, dass an einem so leicht zu beschaffenden Material, wie es Amphibieneier sind, schon frühzeitig Untersuchungen über die Entwicklung der Linse und des Auges überhaupt angestellt wurden. — Nachdem REMAK[1] im Jahre 1855 gefunden hatte, dass sich die Linse beim Frosch als ein »blasiger Auswuchs« der »inneren weißen Zellenschicht des äußeren Keimblattes« bilde, und diese Beobachtung später von BARKAN[2] und LIEBERKÜHN[3] mit Beziehung auf andere Batrachier bestätigt worden war, gab A. GOETTE zuerst in einem vorläufigen Bericht[4] und dann in seinem bekannten Werk über die Enwicklungsgeschichte der

[1] R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855. p. 150.

[2] A. BARKAN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Batrachier. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math. naturw. Klasse 1866. Der Text dieser kurzen Abhandlung steht, so weit er die Linse betrifft, in einem gewissen Gegensatz zu den Abbildungen, in so fern diese die erste Linsenanlage als solide Wucherung zeigen, während im Text die Angabe REMAK's bestätigt wird.

[3] N. LIEBERKÜHN, Über das Auge des Wirbelthierembryo. Kassel 1872. Schriften der Ges. zur Beförd. der gesammten Naturwiss. zu Marburg. Bd. X. 5. Abth.

[4] AL. GOETTE, Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Arch. für mikr. Anat. Bd. IX. 1873. p. 401.

Unke[1] eine ausführliche Darstellung der Entwicklung der Linse. In dieser trat er REMAK und BARKAN in so fern entgegen, als er die Linse »aus einer soliden Wucherung der Oberhaut hervorgehen« ließ, »welche erst nachträglich eine Höhle erhält«. Dieser Angabe trat KESSLER[2] entgegen, der bei Triton ganz eben so, wie es REMAK in Beziehung auf den Frosch gethan hatte, die Linse »als ursprünglich hohlen Körper« entstehen ließ. Dieser Angabe fügte er noch die Bemerkung bei, dass damit nicht gesagt sei, »dass man sich diesen Hohlkörper, die Linsenblase, leer zu denken hätte; dieselbe ist vielmehr erfüllt von einer Flüssigkeit, welche im gehärteten Präparat als feinfaseriges Gerinnsel erscheint; in diesem sind in der Nähe der Innenfläche der Blasenwand kleine Körperchen eingebettet, welche nur als ausgetretene Dotterplättchen gedeutet werden können, die sich wohl auch bisweilen so gruppiren, dass sie, umgeben von den Fäden jenes Gerinnsels, Zellen vortäuschen können«. KESSLER meint, dass seine Beobachtung vielleicht auch für die Batrachier Geltung haben möchte. Im Jahre 1886 publicirte KORÁNYI[3] eine kleine Abhandlung über die Entwicklung der Linse, in der er u. A. mittheilte, dass bei Triton »das verdickte Ektoderm« der Linsengrube »mehrere cylindrische Zellreihen« führt. — Vier Jahre später erschien eine unter LEUCKART's Leitung ausgeführte, sehr fleißige Untersuchung EMIL SCHOEBEL's[4], die sich zwar hauptsächlich mit der postembryonalen Entwicklung des Auges beschäftigte, aber doch auch die ersten Entwicklungsstadien mit in den Kreis der Beobachtungen zog. Die Untersuchung bezog sich in erster Linie auf Hyla arborea. SCHOEBEL meint, dass sich zwischen Ektoderm und Augenblase vor der Bildung der Linse eine dünne Mesodermlamelle einschiebe. Was die Linsenbildung selbst betrifft, so findet er, dass die Zellen der inneren Ektodermschicht zunächst zu langen Cylinderzellen auswachsen und dass sich dann die von ihnen gebildete Platte zu einer kleinen, hohlen Grube einsenke. Dieser Bildungsmodus

[1] AL. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.

[2] LEONH. KESSLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dorpat 1871. — Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

[3] ALEX. KORÁNYI, Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Internat. Monatsschr. f. Anatomie und Histologie. Bd. III. 1886, p. 235.

[4] EMIL SCHOEBEL, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. aus Leipzig. Jena 1890.

finde sich nicht bloß bei Hyla, sondern, wie SCHOEBEL ausdrücklich gegen GOETTE betont, auch bei Bombinator. Er meint, es komme nur auf die richtige Schnittführung an, um sich zu überzeugen, dass es sich bei der Entwicklung der Linse der Amphibien stets um eine hohle Einsenkung und nicht um eine solide Wucherung handle. — Endlich liegt über die Entwicklung der Linse von Triton noch aus der jüngsten Zeit eine Arbeit von TOYOTARO INOUYE[1] vor, die hinsichtlich der thatsächlichen Befunde alle Anerkennung verdient, wenn auch das Gesammtergebnis ein etwas dürftiges ist. INOUYE findet die Entwicklung wesentlich so, wie ich sie vom Axolotl beschrieben habe; nur schließt die Darstellung schon mit dem Stadium ab, in welchem die innere Wand des Linsenbläschens dicker zu werden beginnt[2].

Übrigens beziehen sich nahezu alle Arbeiten über Linsenentwicklung bloß auf die allerersten Stadien. Nur die Arbeit SCHOEBEL's macht hiervon eine Ausnahme. Aber, wenn auch in seinen Ausführungen viel Richtiges vorkommt, so ist er doch vielfach durch die herrschende Lehre von der »Schalenstruktur« der Linse zu irrigen Ansichten geführt worden. SCHOEBEL erwähnt, dass die Höhle des Linsenbläschens nur in den seltensten Fällen vollständig leer sei. »In der Regel finden sich in derselben eine Anzahl Zellen, die bei der Verschmelzung der Umschlagsränder der noch mit dem Ektoderm im Zusammenhang stehenden Linsenblase als überschüssig aus dem Verbande der einschichtigen Zellenlage ausrangirt worden sind.« Der Bestand dieser Zellen sei aber nur von kurzer Dauer, da sie rasch der Auflösung und Resorption anheimfallen. — In Beziehung auf die Bildung der Linsenfasern giebt SCHOEBEL an, dass zuerst die der Achse am nächsten gelegenen Zellen die größte Wachsthumsintensität aufweisen und dass diese in dem Maße abnimmt, als sich die Zellen von der Achse entfernen. Wenn ich dieser Angabe irgend eine Berechtigung zuerkennen soll, so kann ich sie nur auf Stadien beziehen, ähnlich denen, welche ich auf Taf. XXX, Fig. 6 und 7, abgebildet habe; auf alle späteren finden sie keine Anwendung. — Einige Zeit, nachdem die Faserbildung

[1] TOYOTARO INOUYE, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Linse. Inaug.-Diss. aus München. München 1895.

[2] Gelegentlich einer Arbeit über »die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis« (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIV, 1885) gab JUSTUS CARRIÈRE auch eine kurze Beschreibung des Auges junger Axolotllarven, die indess in Betreff der Linse nichts Neues enthielt, und die ich daher hier nicht referiren zu müssen glaube.

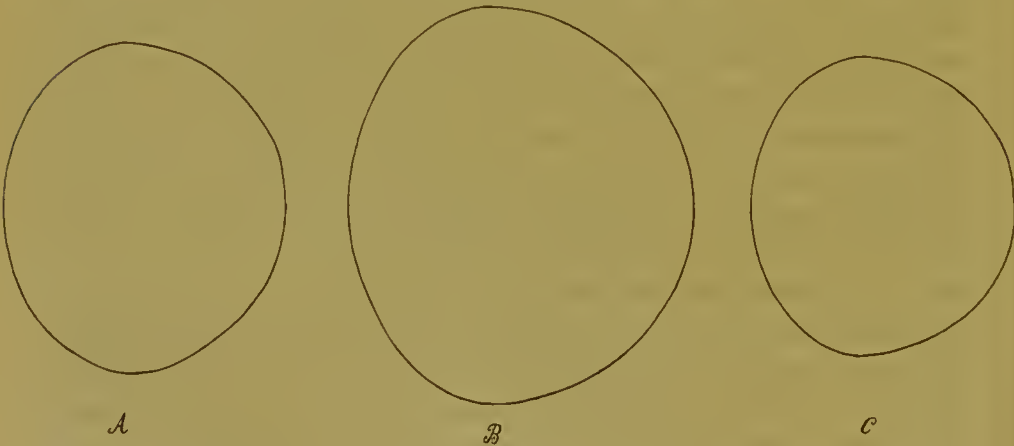
begonnen hat, soll nach SCHOEBEL die Stelle, »welche den eigentlichen Faserbildungsherd abgiebt«, oder, wie wir einfacher sagen wollen, der Epithelrand, »wenn nicht geradezu nach dem proximalen Pol gedrängt, so doch in unverhältnismäßig geringer Entfernung davon gehalten« werden. Diese Angabe enthält eine richtige und eine unrichtige Beobachtung; richtig ist, dass der Epithelrand sehr weit hinten, also sehr nahe dem hinteren Linsenpol liegt (vgl. meine Figg. 7—10, Taf. XXX); unrichtig aber ist, dass sich dieser Epithelrand erst sekundär nach hinten verschiebt. Vielmehr liegt er bei den Amphibien von allem Anfang an nahe dem hinteren Pol und rückt später langsam gegen den Äquator. Die Verschiebung geht also in umgekehrter Richtung, als SCHOEBEL angiebt, vor sich, beginnt aber freilich erst in Stadien, auf welche sich seine Untersuchung nicht mehr bezieht. Es wird davon noch weiter unten die Rede sein. —

Was die Entwicklung der übrigen Theile des Auges betrifft, so will ich hier auf eine genaue Berücksichtigung der Litteratur verzichten. Ich möchte aber erwähnen, dass auch in dieser Hinsicht die Arbeit SCHOEBEL's die zuverlässigsten Mittheilungen bringt. Nur was die Retina betrifft, will ich dessen Angaben hier kurz referiren, weil sich dieselben gleichfalls auf den Axolotl beziehen. »Die erste Differenzirung in Schichten, die sich geltend macht, liefert«, wie SCHOEBEL berichtet, »die sogenannte innere granulirte oder innere reticuläre Schicht.« »Unmittelbar darauf, oder wohl häufig auch zu gleicher Zeit« entsteht die äußere reticuläre Schicht. Erst dann soll sich das Neuroepithel differenziren. Wie aus der oben gegebenen Beschreibung hervorgeht, muss ich dieser Darstellung entgegentreten. Ich finde, dass die Differenzirung der Retina mit dem Neuroepithel beginnt. Ob sich ein Stadium findet, in welchem nur eine innere und nicht auch eine äußere retikuläre Schicht vorhanden ist, will ich dahingestellt sein lassen; ich habe keines gefunden. Die Bildung der Stäbchen und Zapfen wird von SCHOEBEL in einer Weise geschildert, die deutlich zeigt, dass ihm ganz ähnliche Bilder, wie mir, vorgelegen haben und, wenn seine Beschreibung etwas anders lautet, als die von mir gegebene, so liegt der Grund vielleicht nur in der Verschiedenheit der angewandten Methoden.

B. Bau. Das Auge der Amphibien bietet schon desshalb ein großes allgemeines Interesse, weil die Amphibien der Mehrzahl nach Formen sind, welche in ihrer Jugend, als Larven, im Wasser

leben, um erst nach zurückgelegter Metamorphose das Land aufzusuchen. Der Wechsel zweier verschieden stark lichtbrechender Medien muss auch im Bau ihrer Augen zum Ausdrucke kommen; daran wird aber auch die Linse einen hervorragenden Antheil haben.

Zwar wird auch die Linse der Amphibien, wie die der Fische, zuweilen als kugelig beschrieben; so sagt z. B. KESSLER, »die Tritonenlinse unterscheide sich von der der Eidechse durch ihre vollkommene Kugelgestalt« und SCHOEBEL giebt an, dass die entwickelte Linse der Batrachier gleichfalls kugelig sei. Bei BECKER[1] finde ich sogar folgende merkwürdige Stelle: »Den einfachsten Bau besitzen die kugeligen Linsen einiger Fische, Amphibien und Reptilien, wie Stockfisch, Triton, Salamander, Frosch und Eidechse.« Indessen kann man sich an jeder frischen und an jeder in situ gehärteten Amphibienlinse leicht vom Gegentheil überzeugen. Ja, die Linse der Amphibien ist nicht nur nicht kugelig, sondern sie zeigt sogar stets einen sehr auffallenden Unterschied zwischen Vorder- und Hinterfläche. Die vordere Fläche ist stets weniger stark gewölbt, besitzt also einen



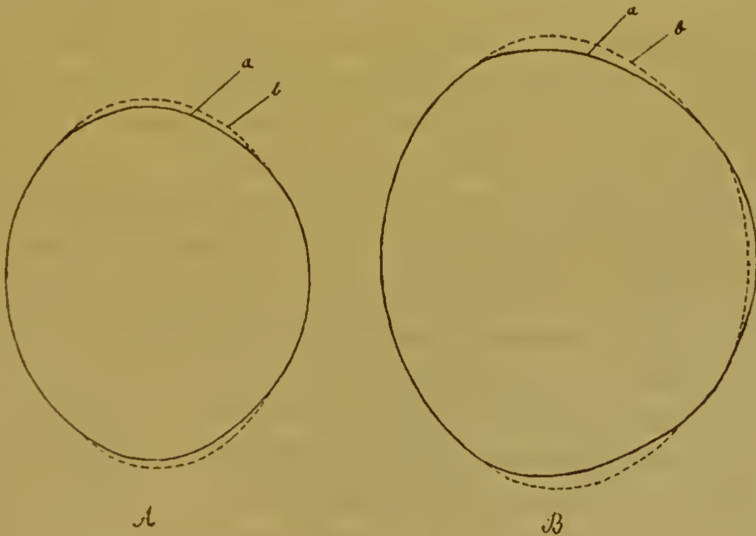
Textfigur 5.
Drei Amphibienlinsen in seitlicher Ansicht. *A* Salamandra maculosa, *B* Rana fusca, *C* Hyla arborea. Bulbi in toto mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt.

größeren Krümmungsradius, als die hintere. Dieser Unterschied ist bei den Anuren bedeutender als bei den Urodelen. Ich habe in obenstehender Figur je eine Linse von Salamandra maculosa, Rana fusca und Hyla arborea bei gleicher Vergrößerung in reiner Seitenansicht gezeichnet. Man bemerkt, dass die Linse von Rana der von Hyla

[1] OTTO BECKER, Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Wiesbaden 1883.

viel ähnlicher sieht, als der des Salamanders. — Der Äquator ist überall deutlich markirt, deutlicher allerdings bei den Anuren als bei den Urodelen, und zwar in Folge der stärkeren Verschiedenheit der beiden Flächen.

Übrigens ist die Form, welche die Linsen bei der Härtung annehmen, nicht immer dieselbe. Sie ist nicht bloß von der Art der Fixirungsflüssigkeit, sondern auch von der Art ihrer Anwendung abhängig. Die drei Linsen der Fig. 5 wurden in der Weise gewonnen, dass die Bulbi, nachdem sie ganz rein präparirt waren, in toto auf 24 Stunden in FLEMMING'sche Flüssigkeit gelegt wurden. Wenn man dagegen die Bulbi, um sie leichter anschneiden zu können, als dies im frischen Zustande möglich ist, zunächst nur auf kurze Zeit, höchstens auf eine halbe Stunde, in FLEMMING'sche Flüssigkeit bringt, dann im Äquator durchschneidet und nun die vordere Bulbushälfte



Textfigur 6.

mit der Linse auf weitere 24 Stunden in die erwähnte Flüssigkeit legt, so werden die Linsen viel flacher.

Ich habe in Textfig. 6 bei *A* zwei Linsen von Salamandra maculosa und bei *B* zwei Linsen von Rana fusca über einander gezeichnet. Die Linsen *a* waren in der zuerst erwähnten Weise fixirt, die Linsen *b* in der zuletzt erwähnten. Vielleicht gehen die verschiedenen Formen verschiedenen Accommodationszuständen parallel.

Wieder anders sehen die Linsen aus, wenn man sie mit einer Sublimatmischung (Sublimat-Platinchlorid oder Sublimat-Pikrinsäure) fixirt. Man darf daher nicht erwarten, dass Messungen, welche man an in verschiedener Weise fixirten Linsen anstellt, übereinstimmende

Resultate geben. Aber auch bei gleicher Art der Fixirung begegnet man zuweilen Differenzen, für die man nicht immer den Grund anzugeben vermag. Wenn ich im Folgenden die Resultate einiger Messungen mittheile, so geschieht dies daher mit aller nur möglichen Reserve.

Zunächst theile ich solche Maße mit, die von Linsen abgenommen wurden, die in einer Sublimatlösung gelegen hatten. Die Fixirung war in der Weise erfolgt, dass etwa eine halbe Stunde nach der Einwirkung der Flüssigkeit der Bulbus im Äquator durchschnitten und dann die vordere Bulbushälfte mit der Linse noch ungefähr 24 Stunden in der Flüssigkeit belassen wurde. Bei dieser Art der Fixirung wurden die Linsen viel flacher als bei der Fixirung mit Flemming-scher Flüssigkeit. Die Maße sind folgende:

	Achse in mm	Äqu.-Dchm. in mm
Axolotl, 10,2 cm langes Exemplar. Pikr.-Subl.	0,88	0,92
Axolotl, 25,5 cm langes Exemplar. Pikr.-Subl.	1,40	1,68
Triton cristatus, 6,3 cm lange Larve, ohne Schwanzfaden gemessen, in Platinchlorid fixirt	0,82	0,84
Triton cristatus, erwachsenes Exemplar. Pikr.-Subl.	1,12	1,36
Salamandra macul., 4,9 cm lange Larve. Pikr.-Subl.	0,598	0,65
Salamandra macul., erwachs. Exemplar. Pikr.-Subl.	2,32	2,84
Salamandra macul., zweites Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,12	2,72
Salamandra macul., drittes Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,20	2,72
Rana fusca, erwachsenes Exemplar. Plat.-Subl. . . .	3,16	4,20
Hyla arborea, erwachsenes Exemplar. Pikr.-Subl. .	2,04	2,72
Hyla arborea, zweites Exemplar. Pikr.-Subl.	2,00	2,72
Bufo variabilis, erwachsenes Exemplar. Plat.-Subl. .	2,52	3,64

Ich habe nun aus diesen Zahlen nach der Proportion:

$$\text{Achse} : \text{Äqu. Durchm.} = 1 : x$$

die Indices berechnet. Der Index x giebt also an, wie weit sich die Form einer Linse von der Kugelform entfernt. Die Indices lauten:

Siredon pisciformis, kleines Exemplar	$x = 1{,}045$	
Siredon pisciformis, großes Exemplar	$x = 1{,}20$	
Triton cristatus, Larve	$x = 1{,}024$	
Triton cristatus, erwachsen	$x = 1{,}214$	
Salamandra maculosa, Larve	$x = 1{,}087$	
Salamandra maculosa, erwachsen . .	$x = 1{,}224$	(bezw. 1,236 u. 1.273

Rana fusca, erwachsen . . . . $x = 1{,}329$
Hyla arborea, erwachsen . . . . $x = 1{,}333$ (bezw. 1,360)
Bufo variabilis, erwachsen . . . . $x = 1{,}444$.

Man könnte sich versucht fühlen, aus diesen Zahlen den Schluss zu ziehen, dass die Urodelen einen kleineren Linsenindex haben, als die Anuren, ein Schluss, dem ja bis zu einem gewissen Grade vielleicht die Berechtigung nicht abgesprochen werden kann. Dabei erscheint es auffallend, dass unter den Urodelen der Axolotl den kleinsten Index hat, dass dann Triton folgt und zuletzt der Salamander. Vielleicht entfernt sich also die Linse um so mehr von der Kugelform, je vollständiger die Thiere das Wasserleben aufgeben und sich dem Luftleben zuwenden.

Mit Sicherheit dagegen darf man, wie ich glaube, sagen, dass junge Thiere und Larven einen kleineren Index haben, als erwachsene, dass also die Linse im Laufe der individuellen Entwicklung sich mehr und mehr von der Kugelform entfernt. Eben so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die relative Größe der Linse, sowie überhaupt des ganzen Auges, d. h. die Größe im Verhältnis zur Größe des ganzen Körpers, so weit sich diese ohne genauere Messung abschätzen lässt, vom Axolotl bis zu den Anuren stetig zunimmt. Der große, mehr als 25 cm lange Axolotl hatte eine kleinere Linse und einen kleineren Bulbus als die kleine Hyla; ja auch der Salamander besitzt eine Linse, die kaum größer ist als die des Laubfrosches, obwohl sein Körpervolum mindestens doppelt so groß ist. Aus diesen und ähnlichen Thatsachen dürfen wir wohl den Schluss ziehen, dass das Sehvermögen der Anuren auf einer viel höheren Stufe steht, als das der Urodelen.

Um indessen zu zeigen, wie verschieden die Zahlen je nach der Art der Fixirung ausfallen, will ich noch ein paar Messungsergebnisse mittheilen, welche ich nach Fixirung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit erhalten habe. Zunächst habe ich eine größere Anzahl von Bulbi von Salamandra maculosa, Rana fusca und Hyla arborea in toto mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt und die Linse nach ungefähr 24 Stunden herausgenommen. Es ergaben sich dabei folgende Maße:

	Achse	Aqu.-Durchm.	Index
Salamandra maculosa *a*	2,42	2,75	1,13
Salamandra maculosa *b*	2,43	2,76	1,13
Salamandra maculosa *c*	2,51	2,88	1,14

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
Salamandra maculosa *d*	2,53	2,87	1,13
Salamandra maculosa *e*	2,64	3,00	1,13
Rana fusca . . . . . . *a*	3,00	3,61	1,20
Rana fusca . . . . . . *b*	3,02	3,48	1,15
Rana fusca . . . . . . *c*	3,16	3,64	1,15
Rana fusca . . . . . . *d*	3,20	3,56	1,11
Hyla arborea . . . . . *a*	2,20	2,79	1,26
Hyla arborea . . . . . *b*	2,41	2,68	1,11
Hyla arborea . . . , . *c*	2,44	2,80	1,14

Man erhält also bei dieser Art der Fixirung durchwegs viel niedrigere Indices, als in den früher angeführten Fällen. Auffallend sind die großen Differenzen, die man zuweilen an den Linsen einer und derselben Species erhält. Im Allgemeinen zeigen aber auch hier die Anuren höhere Indices als die Urodelen. Freilich ergiebt eine andere Art der Anwendung der FLEMMING'schen Flüssigkeit wieder andere Zahlen und erheblich höhere Indices. Wenn man nämlich diese Flüssigkeit zunächst nur kurze Zeit, höchstens eine halbe Stunde, einwirken lässt, so wird die Linsenachse kürzer, der Index also höher. Dies mag aus folgenden Zahlen hervorgehen:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
Salamandra maculosa *a*	2,50	3,12	1,24
Salamandra maculosa *b*	2,55	3,18	1,24
Rana fusca . . . . . . *a*	3,12	3,92	1,25
Rana fusca . . . . . . *b*	3,16	3,88	1,22

Die Form, welche die Linse bei dieser Art der Fixirung annimmt, scheint am besten der Form zu entsprechen, welche die frische, aus ihrer Umgebung befreite und sich selbst überlassene Linse annimmt. Ich habe von frischen, in physiologischer Kochsalzlösung untersuchten Salamander- und Froschlinsen folgende Maße abgenommen und folgende Indices berechnet:

Bei einer Salamanderlinse fand ich eine Achse von 2,70 mm und einen Äquatorialdurchmesser von 3,35 mm, woraus sich ein Index von 1,24 mm ergiebt; von einer zweiten Linse, deren Maße ich nicht notirt habe, habe ich denselben Index berechnet und von einer dritten einen Index von 1,20 mm. Bei Rana fusca haben die Messungen ergeben:

	Achse	Äqu.-Durchm.	Index
a	3,46	4,00	1,156
b	3,24	4,00	1,233
c	3,24	4,00	1,233
d	3,13	3,78	1,206
e	3,02	3,75	1,241

Die Linsen *b* und *c*, sowie *d* und *e* stammten von je einem Frosch. Bei einer sechsten Linse haben die Maße, die ich nicht notirt habe, einen Index von 1,21 mm ergeben. — Man begegnet also nicht bloß ziemlich erheblichen individuellen Unterschieden, sondern auch Unterschieden zwischen rechts und links. Dadurch wird es natürlich sehr erschwert, etwas Sicheres über die normale oder gewöhnliche Form der Linse auszusagen. Um in dieser Hinsicht zu einem bestimmteren Resultate zu kommen, würde es sich empfehlen, eine sehr viel größere Zahl von Messungen auszuführen und aus denselben ein Mittel zu ziehen. Dabei müssten selbstverständlich auch die Formveränderungen bei der Accommodation beachtet werden. —

Wie schon lange bekannt, besitzt die Amphibienlinse vorn und hinten eine kurze lineare Naht. Wie bei den Selachiern steht die hintere Naht horizontal, die vordere vertikal. In den Fällen, in denen die Nähte so deutlich waren, dass ich sie messen konnte, betrug ihre Länge ungefähr den vierten Theil des Äquatorialdurchmessers; sie sind also relativ kürzer, als bei den Selachiern. Manchmal sind sie sehr schwer oder selbst gar nicht sichtbar; aber auch in diesen Fällen lässt sich ihre Existenz aus der Spaltrichtung der Linse mit Sicherheit erschließen. Nur bei Triton habe ich sie, mit Ausnahme eines einzigen Falles, stets vermisst, und zwar sowohl bei der Larve, wie beim erwachsenen Thiere; hier lässt sich auch aus dem Faserverlauf schließen, dass eine Naht fehlt.

Wie bei den Selachiern, haben auch bei den Amphibien die Linsen die Neigung, bei der Härtung zu bersten, und auch hier geschieht dies leichter hinten als vorn; offenbar aus den gleichen Gründen. —

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen will ich auch hier wieder der Reihe nach die drei Bestandtheile der Linse: Epithel, Linsenfasern und Kapsel besprechen.

Das Epithel überzieht bei jungen Larven nicht bloß die ganze vordere, sondern auch den größten Theil der hinteren Fläche. Allmählich zieht es sich aber von der hinteren Fläche zurück, und beim erwachsenen Thier hört es stets am Äquator auf. Es ist bei den

Larven überall von der gleichen Dicke und die Zellkerne liegen in ungefähr gleichen Abständen neben einander; die Zellareale sind also von ungefähr gleicher Größe. Ganz anders ist dies bei den erwachsenen Thieren. Hier ist das Epithel stets in der Mitte der Vorderfläche viel dünner, und seine Kerne liegen hier viel weiter aus einander als am Äquator.

Obwohl sich hierin alle untersuchten Amphibien im Wesentlichen gleich verhalten, so stehen doch in Beziehung auf die Ausbildung dieser Eigenthümlichkeiten die Anuren sehr viel höher als die Urodelen. Anuren und Urodelen bilden in dieser Hinsicht zwei scharf charakterisirte Gruppen, und die Unterschiede sind so beträchtlich, dass man durch sie in den Stand gesetzt ist, einen Meridionalschnitt durch die Linse eines Anuren sofort und mit Sicherheit von einem Meridionalschnitt durch die Linse eines Urodelen zu unterscheiden. Bei den Urodelen ist die Differenz in der Höhe der Zellen des vorderen Linsenpoles und des Äquators sehr viel geringer als bei den Anuren, und außerdem sind noch, wie weiter unten gezeigt werden wird, die Linsenfasern am Äquator in beiden Gruppen verschieden gekrümmt.

Aber auch die Repräsentanten der beiden Gruppen sind unter einander wieder verschieden. Unter den Urodelen ist die Differenz in der Höhe der Zellen beim Axolotl am geringsten, indem die Zellen am Äquator nur höchstens um ein Drittel höher sind als in der Nähe des vorderen Poles. Die größte Differenz zeigt unter den Urodelen der Salamander, indem die Zellen am Äquator ungefähr dreimal so hoch sind als am vorderen Linsenpol (vgl. die Figg. 11 *a* und 11 *b*, Taf. XXXI). Unter den Anuren zeigt Hyla die geringste Differenz; immerhin sind aber auch hier die Zellen am Äquator $4^1/_2$mal so hoch, als in der Mitte der Vorderfläche. Viel größer ist die Differenz bei Rana und Bufo, die hierin ungefähr auf gleicher Stufe stehen; die Zellen am Äquator sind hier sechs- bis achtmal so hoch, als am vorderen Linsenpol (vgl. Figg. 13 *a* und 13 *b*, Taf. XXXI). Ich gebe unten die genauen Maße[1] und gehe nun zur Beschreibung der Details über.

Ich bespreche zunächst das Linsenepithel des Salamanders,

---

[1]

	Epitheldicke am Pol	u. am Äqu.
Siredon pisciformis	0,0068	0,0099
Triton cristatus	0,0099	0,0166
Salamandra maculosa	0,0066	0,018
Rana fusca	0,0033	0,020
Rana esculenta	0,0036	0,025
Hyla arborea	0,0025	0,01162
Bufo variabilis	0,0033	0,023

bemerke jedoch, dass sich wesentlich eben so Triton und Siredon verhalten. Die Zellen lassen an der ganzen Vorderfläche keine besondere Regelmäßigkeit der Anordnung erkennen. Am Äquator stehen sie viel dichter als sonst, und in der Nähe der Epithelgrenze ordnen sie sich ganz so, wie bei den Selachiern, zu überaus regelmäßigen meridionalen Reihen an, die wegen der Größe der Zellen schon bei ganz schwacher Vergrößerung sehr leicht zu sehen sind (Fig. 3, Taf. XXXI). Jede Reihe besteht aus ungefähr zwölf Zellen; am Ende derselben erfolgt die Umbildung in Linsenfasern. Zellgrenzen sind an diesen meridionalen Reihen nicht zu sehen, und zwar, wie die Schnitte durch den Äquator lehren (Fig. 11 *a*, Taf. XXXI), desshalb nicht, weil die Zellen derart schief stehen, dass sie sich theilweise decken.

Die Zellkerne sind, wie es auch die Figuren zeigen (Figg. 3 und 11 *a*), in sehr auffallender Weise gelappt. In der Mitte der Vorderfläche war diese Lappung undeutlich oder fehlte vielleicht ganz; bald aber trat sie deutlich zu Tage und am Äquator und den meridionalen Reihen war sie so deutlich, wie sie auf den Figuren zu sehen ist. Das Präparat der Fig. 3 war mit Pikrinsäure-Sublimat, das der Fig. 11 mit FLEMMING'scher Flüssigkeit fixirt; es kann also wohl ausgeschlossen werden, dass die Lappung den Grund in der Art der Fixirung habe. Eine Andeutung einer Lappung war auch bei Triton am Äquator der Linse zu sehen.

Das Linsenepithel der Anuren unterscheidet sich in erster Linie von dem der Urodelen durch die viel geringere Größe der Zellen. Es ist dies nur eine Theilerscheinung der allgemein bekannten Thatsache, dass die Gewebselemente der Anuren viel kleiner sind, als die der Urodelen. Wie groß dieser Unterschied am Linsenepithel ist, ist aus einem Vergleich der Figg. 3 und 4, Taf. XXXI, ohne Weiteres zu entnehmen. Die erste stellt, wie gesagt, ein Stück des Linsenepithels von Salamandra maculosa, die zweite ein eben so großes Stück von Rana esculenta dar; beide Figuren sind bei der gleichen Vergrößerung (260fach) gezeichnet. Die Zellgrenzen sind bei Rana esculenta ungemein scharf und in der Nähe des vorderen Linsenpoles und in dessen Umgebung bemerkt man in den Kittlinien eigenthümliche, mit Boraxkarmin sehr intensiv tingirte Krümel oder Gerinnsel. Ähnliche Krümel, nur in viel größerer Menge, liegen unterhalb des Linsenepithels, vor Allem in der Nähe des Äquators.

Die Zellen stehen am Äquator außerordentlich dicht, die Zellareale erscheinen also in der Flächenansicht sehr klein. Trotzdem

ist das Volum dieser Zellen zweifellos sehr viel größer, als das der ganz flachen Zellen des vorderen Linsenpoles (vgl. Figg. 13*a* und 13*b*, Taf. XXXI). Diese dichtgedrängten Zellen des Äquators führen schließlich zu den meridionalen Reihen, die sich bei den Anuren eben so, wie bei den Urodelen, nur in sehr viel größerer Zahl, finden. Am Anfang der meridionalen Reihen sind die Zellgrenzen noch erkennbar, später werden sie undeutlich und endlich schwinden sie ganz. An dem abgebildeten Stück des Linsenepithels des Frosches habe ich in jeder meridionalen Reihe nur etwa fünf bis sechs Zellen gezeichnet; an anderen Stellen des Präparates war die Zahl größer und ich bin überzeugt, dass sie mindestens eben so groß ist, wie beim Salamander und Triton. Am Ende der meridionalen Reihen erfolgt wieder die Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern.

Meridionalschnitte zeigen, dass sich ganz ähnlich, wie bei den Urodelen, die Zellen an der Epithelgrenze dachziegelförmig über einander legen. Bei Bufo sind dabei die Zellgrenzen eigenthümlich wellenförmig gebogen (Fig. 13*a*). Zuweilen tritt, wie auch an dem abgebildeten Schnitt, eine Zelle an der Epitelgrenze etwas aus der Reihe ihrer Genossen heraus; irgend eine Bedeutung kommt diesem Verhalten nicht zu.

Die Zahl der meridionalen Reihen ist Anfangs eine geringe; sie nimmt aber im Lauf der Entwicklung rasch zu und es war mir nun von Interesse, zu erfahren, wie diese Zunahme erfolgt und wie überhaupt das Linsenepithel wächst. Zu diesem Zweck habe ich eine größere Zahl von Linsen von Triton cristatus untersucht. Die Linsen stammten von Larven von 4—6 cm Länge, die in reiner Platinchloridlösung fixirt waren. Die Fixirung war so vortrefflich gelungen, dass ich dieses Material seit Jahren benutze, um die Erscheinungen der Zelltheilung zu demonstriren. Die Linsen wurden mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt, dann langsam in Glycerin aufgehellt und nun in toto untersucht. Sie waren noch nahezu kugelig und das Epithel erstreckte sich noch weit über den Äquator auf die Hinterfläche. Ich habe in Fig. 5 (Taf. XXXI) ein Stück einer solchen Linse bei schwacher Vergrößerung gezeichnet. Die Linse ist so gedreht, dass der vordere Pol etwas unter die Ebene der Tafel fällt. Bei *ir* ist noch ein Rest des Irispigments zurückgeblieben. In den Umriss der Linse ist ein Stück des Epithels mit einer Anzahl von meridionalen Reihen eingetragen. Man sieht, was für einen wichtigen und wesentlichen Antheil die meridionalen Reihen an dem Aufbau der Linse nehmen. Abgesehen

von diesen Reihen lässt das Epithel keine bestimmte Ordnung erkennen. Damit soll aber keineswegs gesagt sein, dass eine solche Ordnung nicht existirt. Im Gegentheil, ich bin überzeugt, dass jede Zelle ihre gesetzmäßige Lage hat; wenn man eine Linse so dreht, dass der vordere Pol direkt nach oben sieht, so gewinnt man in der That den Eindruck, dass auch hier der Anordnung der Zellen ein bestimmtes Gesetz zu Grunde liegt.

Ich habe nun zunächst nach Theilungsfiguren gesucht. Dabei ist es mir aufgefallen, dass unter zwölf Linsen nicht eine einzige eine Theilungsfigur in einer meridionalen Reihe zeigte, obwohl doch sonst die Theilungsfiguren sehr zahlreich waren. Daraus geht hervor, dass sich die Zellen nicht mehr theilen, sobald sie einmal in die meridionalen Reihen eingerückt sind. Die Theilungsfiguren sind auch sonst nicht überall gleich häufig. Am häufigsten sind sie in dem Gürtel zwischen Zonulaansatz oder, richtiger, Irisrest, und Anfang der meridionalen Reihen. Gewöhnlich sind sie so gestellt, dass die Theilungsachse den betreffenden Meridian im rechten oder spitzen Winkel schneidet (vgl. die Figg. 5, 6 und 7, Taf. XXXI). Nur selten stößt man auf Figuren, deren Achse meridional gestellt ist.

Über die Häufigkeit der Theilungsfiguren mögen folgende Zahlen Aufschluss geben. An einer Linse zählte ich zwischen Irisrest und meridionalen Reihen 15, vor dem Irisrest 12; an einer zweiten dort 14, hier 8 Theilungsfiguren. Im ersten Fall standen von den 15 Theilungsfiguren der Äquatorialzone 10 schief und 3 senkrecht auf dem betreffenden Meridian; bei zweien war die Stellung nicht zu bestimmen. Im zweiten Fall standen von den 14 Theilungsfiguren der Äquatorialzone 11 schief, bei dreien war die Stellung nicht zu bestimmen. In toto waren also im ersten Fall 27, im zweiten 22 Theilungsfiguren vorhanden; gewiss genug, um das Wachsthum der Linse befriedigend zu erklären.

Die Vermehrung der meridionalen Reihen hat also nicht in diesen selbst den Grund, d. h. sie kommt nicht dadurch zu Stande, dass sich ab und zu eine Zelle einer solchen Reihe quer zum Meridian theilt, sondern sie hat zunächst in den Theilungen und Verschiebungen den Grund, welche in der Zone zwischen Irisrest und Anfang der meridionalen Reihen stattfinden. Aus dieser Zone schieben sich die meridionalen Reihen vor. Dabei kann nun aber Verschiedenes geschehen. Entweder, es schiebt sich zwischen zwei bestehende Reihen eine neue ein, wie dies in den in Figg. 5 und 7 abgebildeten Fällen zu sehen ist, oder aber es treten an die Stelle

einer bereits bestehenden Reihe zwei neue, so dass dann eine Reihe gegen die Äquatorialzone zu sich spaltet oder, was dasselbe ist, zwei Reihen sich gegen den Epithelrand zu einer einzigen verbinden, wie dies der Fall der Fig. 8 zeigt. Beide Fälle müssen eine Vermehrung der meridionalen Reihen zur Folge haben und damit zugleich einen Einfluss auf den inneren Bau der Linse nehmen. Außerordentlich viel seltener kommt es vor, dass eine Reihe sich gegen die Epithelgrenze spaltet, dass also zwei getrennte Reihen gegen die Äquatorialzone zu sich verbinden, wie dies die Fig. 6 zeigt. Es muss dies nothwendig eine Verminderung der meridionalen Reihen zur Folge haben. Dabei können wieder allerlei Unregelmäßigkeiten vorkommen, wie eine solche auch auf der erwähnten Figur zu sehen ist; hier sieht man nämlich an der Stelle, wo sich die beiden Reihen nach vorn zu einer einfachen verbinden, zunächst einen durch seine Größe ausgezeichneten Kern, darauf folgen zwei kleinere Kerne, die so gestellt sind, dass dadurch wieder für einen Augenblick eine Spaltung der nunmehr einfachen Reihe resultirt; nach links folgt aber dann wieder eine einfache Reihe von Kernen, oder, mit anderen Worten, die Spaltung, die eben eingeleitet schien, hat sofort wieder einer Vereinigung Platz gemacht.

Durch alle diese Unregelmäßigkeiten im Einzelnen wird aber das Gesammtbild so wenig gestört, dass man dieselben, wenn man nicht speciell seine Aufmerksamkeit auf sie richtet, leicht ganz übersehen kann. Wie wenig das Gesammtbild eine Beeinträchtigung erfährt, mag aus der Fig. 5 hervorgehen, die, wie erwähnt, eine derartige Unregelmäßigkeit zur Anschauung bringt.

Wie bei den Selachiern, wird auch bei den Amphibien die regelmäßige Anordnung der Zellen an der Epithelgrenze eine eben solche Regelmäßigkeit in der Anordnung der Linsenfasern zur Folge haben. Bevor ich aber darauf eingehe, will ich noch die Art der Umbildung der Epithelzellen zu Linsenfasern besprechen.

Obgleich diese bei allen Amphibien in wesentlich der gleichen Weise erfolgt, zeigen sich doch in den beiden Hauptgruppen derselben so namhafte Differenzen im Detail, dass es nicht gut angeht, beide gleichzeitig in Betracht zu ziehen. Am einfachsten geht die Umbildung bei den Urodelen vor sich. Hier wachsen die Zellen an ihrem unteren Ende in einen bandförmigen Fortsatz aus, der sich unter dem Epithel eine Strecke weit nach vorn schiebt (Fig. 11 *a*). Der Fortsatz der nächstfolgenden Zelle ist etwas länger und schiebt sich weiter nach vorn, als der vorige. Und so geht es eine Zeit

lang weiter, bis dann die Zellen auch an ihrer Außenseite bandförmig auszuwachsen beginnen. Bei den Anuren wachsen die Epithelzellen zwar gleichfalls in bandartige Fortsätze aus; dies erfolgt aber zunächst mehr an ihrem äußeren, der Kapsel zugewendeten Ende (vgl. Fig. 13*a*, welche diesen Process von der Kröte zeigt). Alsbald wächst aber auch hier die Zelle an dem entgegengesetzten Ende in die Länge und die beiden Enden gehen in kolben- oder kegelförmige Anschwellungen über, von denen die hintere direkt an die Kapsel, die vordere an die Unterfläche des Linsenepithels stößt.

Die Länge der Fasern nimmt also vom Epithelrande an zu; aber diese Zunahme ist keine unbegrenzte; sie hört auf, sowie die Fasern mit ihren Enden die beiden Linsennähte erreicht haben. Bei der Kröte dürfte es ungefähr die fünfzigste oder sechzigste Faser, vom Epithelrand an gerechnet, sein, welche bis an beide Linsennähte reicht. Damit ist aber nicht bloß das Längen-, sondern auch das Dickenwachsthum der Fasern beendigt.

Die Krümmung der jungen Linsenfasern ist bei den Anuren eine sehr eigenthümliche. Wie die Figg. 12 und 13*a* erkennen lassen, sind die Fasern, welche auf den Epithelrand folgen, deutlich S-förmig gebogen, und zwar so, dass die vordere Krümmung ihre Konkavität nach außen, die hintere ihre Konkavität nach innen kehrt. Von einer solchen S-förmigen Krümmung ist bei den von mir untersuchten Urodelen nichts zu sehen.

Auch die Kernzone verhält sich in beiden Hauptgruppen der Amphibien verschieden. Bei den Urodelen zieht sie von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten und biegt dann nach vorn und unten um, indem sich gleichzeitig die Kerne sehr häufen. Bei den Anuren (vgl. Fig. 12) erscheint sie auf Meridionalschnitten deutlich S-förmig gebogen, zeigt also eine Ähnlichkeit mit der der Selachier, die auch noch dadurch zum Ausdrucke kommt, dass in beiden Klassen die Kerne in der letzten Strecke gehäuft sind. Diese letzte Strecke reicht etwas über den Äquator nach vorn und liegt in einiger Entfernung unter dem hohen Cylinderepithel der Äquatorialzone. —

Seit der Entdeckung der Kernzone durch Hermann Meyer[1] sind die Veränderungen, welche die Kerne erfahren, oft und z. Th. recht eingehend untersucht worden. Ich werde an geeigneter Stelle

[1] Hermann Meyer, Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Briefliche Mittheilung an Johannes Müller. Archiv für Anat., Physiol. u. wiss. Medicin. 1851. p. 202.

auf die wichtigsten dieser Beobachtungen noch zurückkommen. Hier möchte ich nur ein paar Worte über das sagen, was ich am Axolotl und Salamander in dieser Hinsicht gesehen habe. Ich muss aber ausdrücklich bemerken, dass ich nicht der Ansicht bin, mit dem Wenigen, was ich zu sagen habe, den Gegenstand auch nur zu einem vorläufigen Abschlusse bringen zu können; vielleicht wird aber durch meine Darstellung die Aufmerksamkeit aufs Neue auf diesen für Zellfragen so wichtigen Gegenstand gelenkt. — Das allgemeinste, zugleich aber auch interessanteste Resultat ist wohl das, dass die Kerne schwinden, sobald das Wachsthum der Fasern zum Abschluss gekommen ist; dies ist aber der Fall, sobald die Fasern mit ihren Enden die Linsennähte erreicht haben. Der Kernschwund erfolgt sehr rasch, was daraus zu entnehmen ist, dass die Veränderungen, welche zu diesem Schwunde führen, nur an einer verhältnismäßig beschränkten Zahl von Kernen wahrzunehmen sind. Da kaum daran zu zweifeln ist, dass die jungen Linsenfasern neben dem Kern auch ein Centrosoma besitzen, so erhebt sich die weitere Frage, ob auch das Centrosoma nach Abschluss des Wachsthums der Fasern schwindet und ob dasselbe früher oder später als der Kern zu Grunde geht. Jedenfalls ist es von Interesse, dass das Schwinden des Kerns zeitlich mit dem Abschluss des Wachsthums zusammenfällt. Man ist dadurch versucht, beide Erscheinungen in einem Causalnexus zu denken und sich vorzustellen, dass das Wachsthum nur so lange stattfinden kann, als ein Kern vorhanden ist, und dass es aufhören muss, wenn der Kern schwindet. Jedenfalls ist es auffallend, dass auch sonst gleichzeitig mit dem Schwunde des Kerns das Wachsthum der Zelle zum Stillstande kommt. Man braucht sich nur an die Verhornung der Epithelzellen, an die Bildung der rothen Blutkörperchen der Säugethiere und dergleichen mehr zu erinnern.

Die Linsen, an denen ich die Erscheinungen des Kernschwundes untersuchte, waren theils mit Pikrinsäure-Sublimat, theils mit Flemming'scher Flüssigkeit fixirt und dann mit alkoholischem Boraxkarmin nach Grenacher gefärbt. Fig. 10 Taf. XXXI führt eine Reihe von Bildern des Kernschwundes vor Augen, wie man sie beim Axolotl erhält. Die Kerne der jungen und jüngsten Fasern sind kaum wesentlich von den Zellkernen an der Epithelgrenze verschieden (*a*); dann folgen in einer gewissen Tiefe Kerne, die in eigenthümlicher Weise verschrumpft sind und sich mit Boraxkarmin sehr intensiv färben (*b*). Auf diese folgen Kerne, welche fast den Eindruck machen, als wären sie etwas aufgebläht, und deren chro-

matisches Gerüst zugleich stark reducirt ist (*c*); so weit es aber erhalten ist, färbt es sich sehr intensiv. Die gröberen chromatischen Massen finden sich an der Oberfläche des Kerns, während im Binnenraum nur wenig gefärbte Körner oder Balken zu sehen sind. Das Merkwürdigste ist aber, dass jetzt auch außerhalb des Kerns, neben ihm, im Zellleib chromatische Substanz aufgetreten ist. Es gewinnt dadurch den Anschein, als wäre die chromatische Substanz aus den Kernen in den Zellleib übergetreten; jedoch bleiben die Kerne dabei stets scharf kontourirt. Zwischen diesen Kernen mit reducirtem chromatischem Gerüst findet man von Stelle zu Stelle noch solche, welche eine große Menge chromatischer Körner enthalten und dabei mehr abgerundet sind (*d*). Nun werden die Kerne immer kleiner, sie schrumpfen sichtlich zusammen, während sich gleichzeitig mehr Protoplasma um sie anhäuft (*e*). Die Körner und Balken, welche im Protoplasma liegen, nehmen jetzt keine Farbe mehr an. Auf Äquatorialschnitten sehen die Kerne wie intensiv rothe Ringe aus, die um so kleiner werden, je tiefer sie liegen. — Endlich ist auch die letzte Spur der Kerne geschwunden und die Fasern zeigen nur mehr an der Stelle, wo sie gelegen hatten, eine spindelförmige Anschwellung mit körnigen oder fädigen Einlagerungen, die sich mit Boraxkarmin nicht mehr färben (*f*). In noch größerer Tiefe ist auch von diesen Anschwellungen nichts mehr wahrzunehmen. — Bei unserer Unwissenheit über die funktionelle Bedeutung der einzelnen Bestandtheile des Zellkerns ist es nicht gerathen, irgend eine Vermuthung über die Bedeutung der geschilderten Bilder auszusprechen. —

Die Linse der Amphibien besitzt eben so wenig, wie die der Selachier, einen geschichteten Bau; vielmehr ist auch hier die Hauptmasse der Fasern zu radiären Lamellen verbunden. Der Grund davon liegt, wie bei den Selachiern, in der Anordnung der Zellen an der Grenze des Linsenepithels. Hier finden sich die erwähnten meridionalen Reihen und ganz so, wie bei den Selachiern, geht auch bei den Amphibien am Ende dieser Reihen die Bildung der Linsenfasern vor sich. Es muss sich also jede neugebildete Faser genau über die vorhergehende hinüberlegen; und, indem sich dies hundert- und tausendmal wiederholt, kommt es zur Bildung der radiären Lamellen.

Die beste Übersicht über den Aufbau der Amphibienlinse giebt ein Äquatorialschnitt durch die Linse einer älteren Tritonlarve, wie ein solcher auf Taf. XXXI, Fig. 9 abgebildet ist. Wie es kam, dass diese Linse nicht brüchig war, sondern sich so vortrefflich schneiden ließ, kann ich nicht sagen. Die Larven waren in Platinchlorid-

lösung fixirt und hatten dann mehrere Jahre in starkem Alkohol gelegen.

Im Centrum einer solchen Linse sieht man die Querschnitte jener Fasern (*cf*), welche noch keine regelmäßige Anordnung besitzen. Dieser Kern der Linse ist verhältnismäßig klein, viel kleiner als bei den Selachiern, ein Umstand, der sich leicht daraus erklärt, dass bei den Amphibien die Ordnung der Zellen an der Epithelgrenze schon sehr frühzeitig beginnt. Eigentlich kann man diese centralen, auf dem Äquatorialschnitt gewöhnlich kreisförmig begrenzten Zellen kaum als Fasern bezeichnen. Sie scheinen auch sehr verschieden gestaltet zu sein.

Nach außen davon werden die Zellen platter und beginnen sich auch bald zu radiären Lamellen an einander zu legen. Wie bei den Selachiern setzen diese radiären Lamellen weitaus die Hauptmasse der Linse zusammen, und der Kern bildet, dem Volum nach, einen sehr unbedeutenden Bestandtheil derselben. Wir können demnach auch an der Amphibienlinse Centralfasern, Übergangsfasern und Haupt- oder Grundfasern unterscheiden. Außerdem wollen wir die jungen, S-förmig gekrümmten Fasern, die sich am Äquator der Anurenlinse finden und am Rande des Linsenepithels liegen, noch besonders als Randfasern bezeichnen. Sie unterscheiden sich nur in ihrer Krümmung, nicht auch in ihrer Anordnung von den Haupt- oder Grundfasern.

Die radiären Lamellen zeigen bei den Amphibien ein eigenartiges Verhalten, das uns in den Stand setzt, einen Äquatorialschnitt durch die Linse eines Amphibiums leicht von einem solchen durch die Linse eines Selachiers oder Knochenfisches zu unterscheiden. Die Lamellen theilen sich nämlich nach außen zu wiederholt und viel öfter als bei den Selachiern. Es hängt dies, wie mir scheint, vor Allem damit zusammen, dass die Bildung der meridionalen Reihen und damit der Radiärlamellen schon so früh beginnt. Aber auch Verbindungen der radiären Lamellen kommen, wenn sie auch ungleich seltener als Theilungen sind, doch viel häufiger vor, als bei den Selachiern. Auf diese Weise entsteht das auf Taf. XXXI, Fig. 9 gegebene Bild.

Auch bei den Amphibien zeigen die radiären Lamellen die Neigung, bei der Fixirung aus einander zu weichen, so dass zwischen ihnen Spalten entstehen, die zwei benachbarte Lamellen auf größere oder geringere Ausdehnung von einander trennen. Nur ganz ausnahmsweise kommt es einmal vor, dass Spalten entstehen, die mehr

oder weniger parallel der Oberfläche verlaufen, so dass eine Schichtung im althergebrachten Sinne vorgetäuscht wird.

Die Theilungen der Lamellen bringen es mit sich, dass ihre Zahl von innen nach außen wächst; sie ist also bei Larven und jungen Thieren kleiner, als bei älteren und erwachsenen, Eigenthümlichkeiten, die, wie wir gesehen haben, ganz eben so auch für die Selachier gelten.

Die Zahl der Lamellen ist individuell, namentlich aber nach den Species verschieden. Auch hierin stellen sich, wie in so vielen anderen Eigenthümlichkeiten die Urodelen in einen gewissen Gegensatz zu den Anuren. Bei den Urodelen ist die Zahl der Radiärlamellen durchwegs eine sehr viel geringere, als bei den Anuren; im Ganzen aber bleibt sie auch bei diesen weit hinter jener der Fische und speciell der Selachier zurück. — Ich gebe im Folgenden ein kurze Übersicht meiner Zählungen.

Zahl der Radiärlamellen:

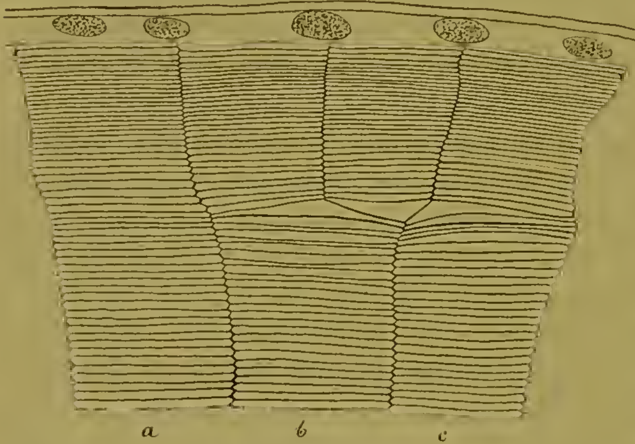
Urodelen			Anuren	
Triton crist.; ca. 6 cm lange Larve	60—70		Hyla arborea	529
Triton crist.; erwachsen *a*	99—100	im Mittel 100	Bufo variabilis	591
Triton crist.; » *b*	99—100		Rana esculenta	705
Triton crist.; » *c*	100		Rana fusca	916
Triton crist.; » *d*	101			
Triton crist.; » *e*	103			
Triton crist.; » *f*	98			
Triton crist.; » *g*	100			
Siredon pisciformis; 10,2 cm lang	111			
Siredon pisciformis; 18 cm lang .	144			
Siredon pisciformis; 25,5 cm lang	154			
Salamandra macul.; erwachsen *a*	216	im Mittel 221.		
Salamandra macul.; » *b*	222			
Salamandra macul.; » *c*	224			

Die Zahl der Lamellen hängt natürlich von der Zahl der meridionalen Reihen ab, und wir dürfen daher annehmen, dass für diese Reihen dieselben Zahlen gelten, wie für die Lamellen.

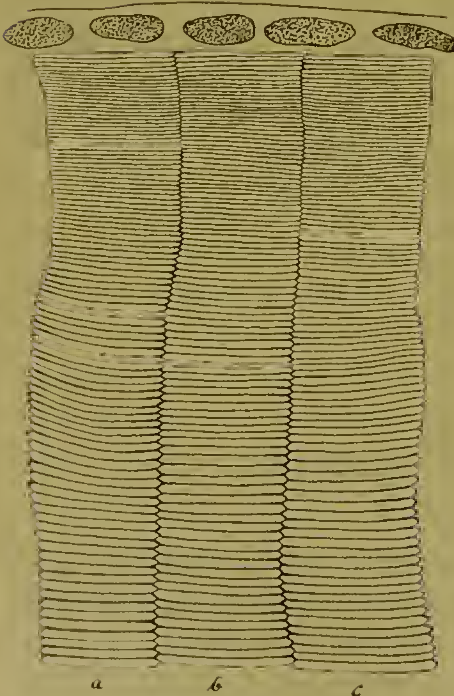
Viel geringer als zwischen den Individuen verschiedener Arten sind die Unterschiede zwischen den Individuen einer und derselben Art. Und bei einer und derselben Art sind die Unterschiede wieder um so größer, je größer die Lamellenzahl ist. So sind beim Triton die Variationen geringer, als beim Salamander, und vielleicht dürfen

wir erwarten, dass überhaupt mit der Zahl der Lamellen die Variationsbreite wächst.

Wie bei den Selachiern muss auch bei den Amphibien die Dicke der Lamellen und damit zugleich die Breite der Fasern von innen nach außen zunehmen. Die letztere hängt natürlich von zwei Faktoren ab: von der Größe der Linse und der Zahl der Lamellen. Kennt man den Äquatorialumfang einer Linse und die Zahl der Lamellen, so muss es natürlich auch gelingen, die Faserbreite zu berechnen; und eben so muss man die Lamellenzahl berechnen können, wenn man die Faserbreite und den Äquatorialumfang kennt. Indessen gestaltet sich die Rechnung in Wirklichkeit nicht so einfach, als es auf den ersten Blick scheint. Denn es sind dabei eine Menge von Kautelen zu beachten, die sich schwer überblicken und in Rechnung ziehen lassen. So muss man z. B. die Schrumpfung in Rechnung bringen, welche die Linse beim Übertragen aus Alkohol in Chloroform und dann weiter beim Einbetten in Paraffin erfährt; man muss die Zahl und Weite der Spalten in Rechnung bringen, die sich bei der Konservirung zwischen den Radiärlamellen bilden u. dgl. m.



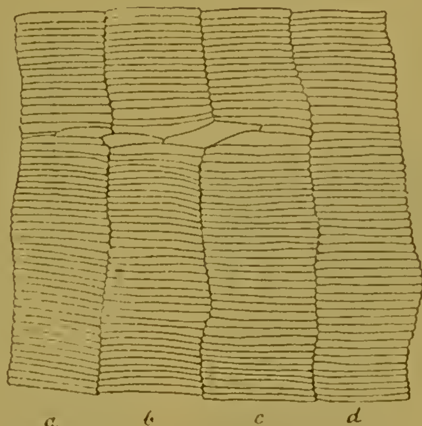
Textfigur 7.
Triton cristatus.



Textfigur 8.
Salamandra maculosa.

Schon die sehr beträchtlichen Unterschiede in der Zahl der

Lamellen — meine Tabelle weist Extreme von 98 und 916 auf — lassen eine große Verschiedenheit in der Breite der Fasern erwarten. Ich habe nun bei derselben Vergrößerung, bei der die Linsenfasern der Selachier auf Taf. XXIX gezeichnet sind (Apochrom. Ölimm. 1,40 mm), auch von den Amphibien kleine Stücke der Lamellen gezeichnet und hier neben einander gestellt. Die breitesten Fasern findet man bei Triton cristatus (Textfig. 7); nur um ein Geringes schmäler sind sie bei Salamandra maculosa (Textfig. 8), und wieder schmäler beim Axolotl (Textfig. 9). Aber auch diese übertreffen die breitesten Fasern, die sich bei Anuren finden, noch sehr erheblich. Am breitesten sind sie hier bei Hyla arborea (Textfigur 10), darauf folgt Bufo variabilis (Textfig. 11) und den Schluss macht Rana fusca (Textfig. 12). Ein Vergleich mit den Fasern der Selachier lehrt, dass auch die Fasern von Rana noch breiter sind, als die der meisten Selachier, wobei überdies nicht aus dem Auge gelassen werden darf, dass die meisten der untersuchten Selachierlinsen viel größer waren als die von Rana. — Was die Dicke der Fasern betrifft, so gilt wesentlich das von den Fasern der Selachier Gesagte. Es finden sich unmittelbar unter der Oberfläche sehr dünne Fasern, dann folgen allmählich dickere, bis dann von einer gewissen Tiefe an die Dicke wieder langsam abnimmt.



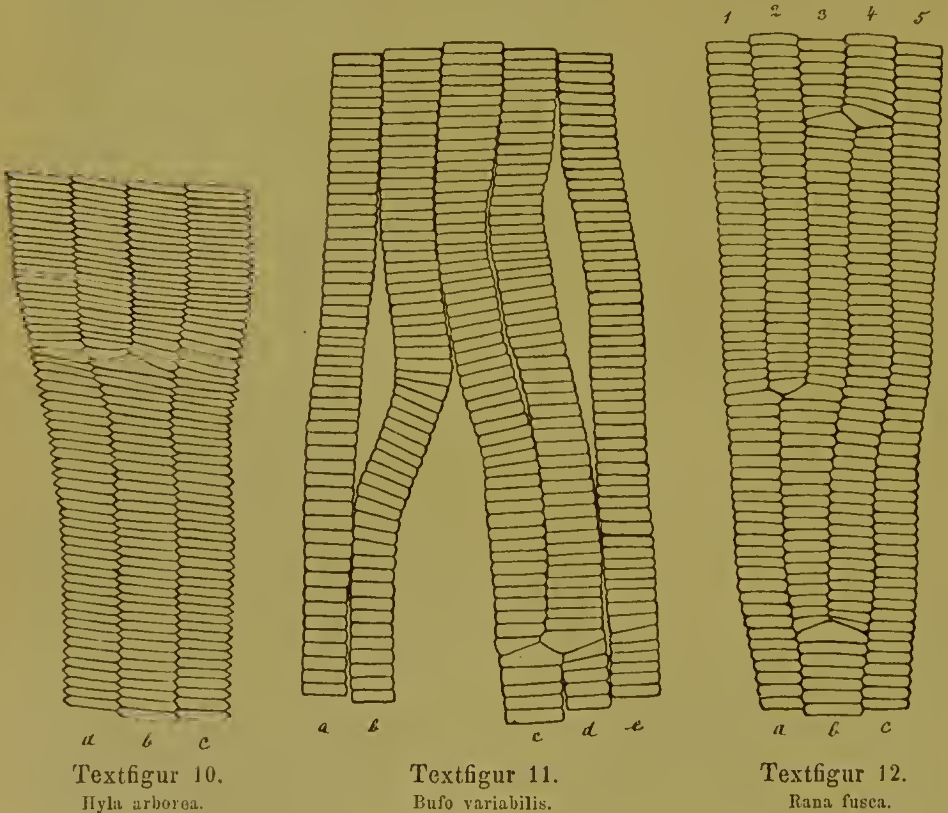
Textfigur 9.
Siredon pisciformis.

Die Breite der Fasern und damit die Dicke der Lamellen nimmt im Allgemeinen von innen nach außen zu. Ab und zu kommen aber merkwürdige Abweichungen von dieser Regel vor, und es kann eine Lamelle in ihrem Zuge von innen nach außen abwechselnd dünner und dicker werden.

Der Querschnitt der Fasern ist meistens ein flaches Sechseck, wie bei den Selachiern. Indessen kommen auch hiervon Abweichungen vor. So kann er mehr einem Rechteck als einem Sechseck ähnlich sehen (vgl. Textfig. 11 von der Kröte). Übrigens ist das Querschnittsbild ungemein variabel. Man kann in einer und derselben Linse nahe neben einander sechseckige und viereckige Fasern finden, wie dies auch bei jener Krötenlinse der Fall war. Auch sind die langen Seiten der Sechsecke oder Vierecke bald ganz eben,

bald nach außen oder nach innen konvex; auch in dieser Hinsicht kann man in einer und derselben Linse den verschiedensten Bildern begegnen. Alles das weist darauf hin, dass die Fasern außerordentlich plastische Gebilde sind.

Wie schon erwähnt, nimmt die Zahl der Lamellen von innen nach außen durch Theilung zu. Beispiele dafür findet man in der Fig. 9 Taf. XXXI an mehreren Stellen. Außerdem zeigt die Textfigur 10 eine Theilung bei Hyla und Textfig. 12 bei Rana. Im letzteren Fall theilt sich die Lamelle *b* nach außen in zwei gleich dicke Lamellen. An der Theilungsstelle findet sich fast regelmäßig eine durch besondere Breite und dreieckigen Querschnitt ausgezeichnete Faser. — Die Zunahme der Lamellen erfolgt aber keineswegs ausschließlich durch solche Theilungen; sie kann eben so gut durch Interkalation zu Stande kommen. Ein solches Beispiel führt uns die Textfig. 12 von Rana vor Augen, wo zwischen die Lamellen 1 und 3 die Lamelle 2 interkalirt ist. Ob der in der Textfig. 7 dargestellte Fall von Triton als Theilung oder als Interkalation aufzufassen ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Übrigens schwanken die



Textfigur 10.
Hyla arborea.

Textfigur 11.
Bufo variabilis.

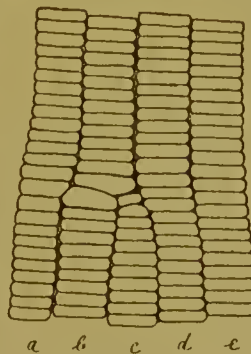
Textfigur 12.
Rana fusca.

Bilder, welche man von einer Interkalation erhält, ganz außerordentlich.

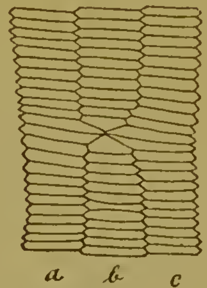
Es ist klar, dass sowohl die Theilung, als die Interkalation auf das Verhalten der meridionalen Reihen zurückzuführen ist. Wie wir gesehen haben, kann die Zahl dieser Reihen entweder dadurch eine größere werden, dass an die Stelle einer einfachen Reihe zwei Reihen treten, wie dies die Fig. 8 auf Taf. XXXI zur Anschauung bringt, oder aber dadurch, dass sich, wie es die Figg. 5 und 7 zeigen, zwischen zwei bereits bestehende Reihen eine neue einschiebt. Der erste Fall wird im weiteren Verlauf eine Theilung, der zweite eine Interkalation einer Radiärlamelle zur Folge haben.

Es wurde schon erwähnt, dass Verschmelzungen zweier Lamellen ungleich seltener als Theilungen sind. Einen ziemlich typischen Fall einer Verschmelzung führt die Textfig. 13 von Rana fusca vor Augen. Er leitet sich von einem Verhalten der meridionalen Reihen ähnlich dem auf Taf. XXXI Fig. 6 abgebildeten ab.

Außer den bisher besprochenen Eigenthümlichkeiten der Lamellen kommen noch zahlreiche andere vor, die, im Einzelnen zu besprechen, wohl überflüssig ist. Einige solcher Eigenthümlichkeiten sind in Textfig. 9 vom Axolotl, 11 von Bufo, 12 und 14 von Rana dargestellt. Sie sind sämmtlich auf Störungen in der Ausgestaltung der meridionalen Reihen des Linsenepithels zurückzuführen. In der That entrollt uns jeder Äquatorialschnitt durch eine Linse ein höchst instruktives Bild von dem allmählichen Aufbau der radiären Lamellen und von ihren genetischen Beziehungen zu den meridionalen Reihen.



Textfigur 13.
Rana fusca.



Textfigur 14.
Rana fusca.

Was den Verlauf der Linsenfasern betrifft, so ist derselbe wesentlich der gleiche, wie bei den Selachiern. Es kann daher die Textfig. 4 mit einer ganz geringfügigen Modifikation auch für die Amphibienlinse gelten. Die Modifikation betrifft nur die Länge der Linsennähte, die, wie schon bemerkt, bei den Amphibien relativ kürzer sind, als bei den Selachiern. —

Zum Schluss habe ich noch ein paar Worte über die Kapsel zu sagen. Dieselbe ist bei den Urodelen dünner, als bei den Anuren;

am dünnsten ist sie beim Axolotl. Stets ist sie, so weit sie das Linsenepithel bedeckt, dicker, als an der hinteren Fläche. Die Dickenabnahme erfolgt langsam und allmählich. Die Differenz in der Dicke der vorderen und der hinteren Kapselhälfte ist ausnahmslos bei den Urodelen geringer, als bei den Anuren. Eine Schichtung habe ich nie deutlich wahrnehmen können. —

Was die Litteratur betrifft, so glaube ich mich kurz fassen zu dürfen. Außer Henle hat Niemand einen tieferen Einblick in den Bau der Amphibienlinse gewonnen. Was vor Henle, also bis zum Jahre 1882, darüber geschrieben wurde, ist bei Henle eingehend berücksichtigt; ich habe einen großen Theil der von ihm citirten Arbeiten gelesen, aber in ihnen nichts gefunden, was eine Besprechung an dieser Stelle nothwendig erscheinen ließe. Seit dem Jahre 1882 aber ist, so viel ich weiß, über den feineren Bau der Amphibienlinse nichts mehr von Bedeutung erschienen.

In seiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand [1] glaubte Henle noch die Frage nach der Neubildung der Linsenfasern als eine offene hinstellen zu müssen; indessen hob er doch mit besonderem Nachdruck hervor, dass er damit »nicht beabsichtige, die Wahrscheinlichkeit, dass die neuen Fasern von der Oberfläche aus angefügt werden, zu verdächtigen«. Dieser Frage hat er dann in einer zweiten Arbeit[2] seine specielle Aufmerksamkeit gewidmet und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die von der größten Bedeutung sind und zu dem Besten gehören, was wir über den Bau und die Entwicklung der Linse wissen. Er sagt jetzt: »Dass die Linse durch Anlagerung neuer Fasern an Volum zunimmt, kann nicht bezweifelt werden. Es ist eben so gewiss, dass die neuen Fasern aus den Epithelzellen, durch Verlängerung derselben nach beiden Seiten, hervorgehen und es durfte nach dem gegenwärtigen Stande der Zellenlehre vermuthet werden, dass, um den Nachwuchs an neuen Epithelzellen zu liefern, die alten sich durch Theilung vervielfältigen. Aber dies blieb Vermuthung. Die Angabe Kölliker's und v. Becker's, dass in der fötalen Linse die der Grenze des Epithels nächsten Zellen in einem beständigen Vermehrungsprocesse begriffen seien, vermochte ich nicht zu bestätigen, musste vielmehr die Frage, wie die Neubildung der Fasern an der Oberfläche der Linse vor sich

[1] J. Henle, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abhandlungen der kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XXIII. 1878.

[2] Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Krystalllinse und zur Theilung des Zellkerns. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XX. 1882.

gehe, als eine offene hinstellen. — Die Untersuchung der Linse von Frosch- und Tritonlarven hat, wenigstens für diese Thiergruppe, das Räthsel gelöst: die neuen Zellen entstehen nicht da, wo man sie suchen zu müssen glaubte, am Rande des Epithels, um direkt zum Ersatz der in Fasern auswachsenden Zellen zu dienen; man findet im Gegentheil die in Theilung begriffenen Zellen mitten zwischen ruhenden oft in beträchtlicher Entfernung von der Stelle, wo die Zellen sich in Fasern umzuwandeln beginnen.« Henle vergleicht dann das Wachsthum des Linsenepithels mit dem Wachsthum des einschichtigen hinteren Epithels der Cornea, das gleichfalls »nicht durch Anfügung am Rande, sondern durch Einlagerung neuer Zellen erfolge, die aus Theilung von hier und da mitten zwischen den übrigen gelegenen Zellen hervorgehen und die vorhandenen vor sich her und dem Rande zuschieben müssen«.

Henle geht aber noch weiter. Indem er die Epithelgrenze genauer untersucht, findet er die meridionalen Reihen. Die betreffende Stelle der Arbeit lautet wörtlich: »An der Linse der geschwänzten und ungeschwänzten Batrachier erstreckt sich, wie an allen kugeligen Linsen, das Epithel über den Äquator hinaus und auf die hintere Fläche. Am Äquator haben die Zellen noch ganz die unregelmäßig polygonale Gestalt, wie an der vorderen Fläche; dann folgen mehrere Reihen elliptischer, fast vierseitiger Zellen, deren längerer Durchmesser quer, d. h. senkrecht zum Verlauf der Linsenfasern steht und an die queren Zellen schließen sich, so lange die Linse im Wachsen ist, Reihen längerer Zellen mit parallel zu den Fasern gerichtetem längeren Durchmesser. Die in einer Reihe gelegenen Zellen der letztern Art decken einander dachziegelförmig; sie enden in einiger Entfernung vom hinteren Pol der Linse und ziehen sich um so weiter von demselben zurück, je älter die Linse wird.« — Bis hierher ist fast Alles durchaus richtig und findet durch meine Beobachtungen seine volle Bestätigung. Unrichtig ist nur, dass, wie Henle an mehreren Stellen seiner Arbeiten bemerkt, die Linse der erwachsenen Amphibien kugelig ist und dass an der vollkommen entwickelten Linse die meridionalen Reihen fehlen. Nun folgt aber in der Darstellung ein Irrthum, der verhängnisvoll werden und Henle hindern sollte, zu einem wirklichen Verständnis des Baues der Linse und der Beziehungen der meridionalen Reihen zu den Radiärlamellen zu gelangen. Es heißt nämlich weiter: »Die Zellenreihen sind schmaler, als die äußersten Linsenfasern, entsprechen ihnen aber der Zahl nach ziemlich genau, so dass in der Regel jede Faser von einer Zellenreihe

bedeckt wird. Doch ereignet es sich häufig, dass die Zellenreihen sich gegen die Fasern etwas verschieben. Und dies ist erwünscht, weil man sonst Mühe hätte, diese zwischen der Kapsel und den äußersten Linsenfasern gelegenen Elemente von den in den äußeren Fasern gelegenen Kernen der sogenannten Kernzone zu unterscheiden.« Ein Blick auf die Figur, die HENLE zum Beweise für das Gesagte heranzieht, zeigt mit voller Sicherheit, dass beim Abziehen des Epithels und der äußeren Linsenfasern oder beim Zerzupfen des Präparates eine Verschiebung der meridionalen Reihen gegen die oberflächlichen Fasern stattgefunden hatte. Hätte HENLE die Linsen der Tritonenlarven in toto, nach vorhergegangener Färbung und Aufhellung in Glycerin (nicht in Nelkenöl), untersucht, so würde er sich auch überzeugt haben, dass die Zahl der meridionalen Reihen der Zahl der äußersten Linsenfasern nicht »ziemlich«, sondern absolut genau entspricht. Er würde dann aber auch um so gewisser die genetischen Beziehungen der meridionalen Reihen zu den Radiärlamellen der Linse erkannt haben, als er auf die Existenz der letzteren schon vier Jahre vorher bei der Untersuchung eines Äquatorialschnittes durch die Froschlinse aufmerksam geworden war. In seiner Arbeit »zur Anatomie der Krystalllinse« schreibt er nämlich in dem Kapitel, welches von der Art der Zusammenfügung der Linsenfasern handelt, Folgendes: »Die von außen nach innen stetig fortschreitende Verjüngung der koncentrischen Schichten, aus welchen die Linse besteht, kann auf doppelte Weise zu Stande kommen; entweder muss in der genannten Richtung stetig die Breite der Fasern oder es muss in jeder folgenden Schicht die Zahl der Fasern sich mindern. Bei den Vögeln, den Reptilien und der Mehrzahl der Fische findet die erstgenannte dieser Anordnungen statt. Der Äquatorialschnitt der Vogellinse lehrt die Regelmäßigkeit kennen, mit der die Breite der Fasern gegen den Kern der Linse abnimmt. Der Durchschnitt erhält so ein sehr zierlich strahliges Ansehen. Am Äquatorialschnitt der Linse einer Eidechse betrug die Zahl der Strahlen etwa 90, d. h. 90 Fasern, von außen nach innen schmalere, lagen im Umkreis einer jeden Lamelle. Auch bei den übrigen Thierklassen nimmt die Breite der Linsenfasern von außen nach innen ab. . . Aber sie (diese Abnahme) ist nicht so regelmäßig, wie bei den Vögeln, und daneben vollzieht sich, namentlich in den äußeren und mittleren Schichten, eine Reduktion der Zahl der Fasern durch Endigung oder Zusammenfließen von Reihen in der Weise, wie sie aus dem Querschnitt der Froschlinse zu ersehen ist.« Das Bild,

auf das sich Henle hier beruft, zeigt eine sehr große Ähnlichkeit mit meiner Textfig. 12. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass die »Strahlen« oder »Reihen«, die Henle hier beschreibt, nichts Anderes, als die Durchschnitte der Radiärlamellen sind.

Um so merkwürdiger ist es, dass Henle trotzdem an dem althergebrachten Dogma vom koncentrischen Bau der Linse festhielt, ja, dass er die »koncentrischen Schichten« ausdrücklich erwähnt, obwohl die Bilder, auf die er sich bei der Beschreibung bezieht, auch nicht die geringste Spur von solchen erkennen lassen. Es ist ihm dabei offenbar ganz ähnlich ergangen, wie mir selbst, als ich vor vier Jahren, ohne die Arbeit Henle's, die ich zwar seiner Zeit gelesen hatte, in Erinnerung zu haben, die meridionalen Reihen und die Radiärlamellen fand und auch die genetischen Beziehungen zwischen beiden kennen lernte. Obwohl ich einen besseren Einblick in den Aufbau der Linse gewonnen hatte, konnte ich mich doch noch mehr als zwei Jahre lang nicht entschließen, die Annahme einer koncentrischen Schichtung ganz fallen zu lassen. Erst als alle Versuche, eine solche Schichtung im mikroskopischen Bilde nachzuweisen, fehlgeschlagen hatten, arbeitete sich langsam die Überzeugung durch, dass der vermeintliche Schichtenbau lediglich durch die verschiedene Konsistenz der Fasern verschiedenen Alters vorgetäuscht wird.

Außer den citirten Angaben Henle's muss ich noch einige andere, minder wichtige hervorheben, mit denen ich mich zum Theil nicht einverstanden erklären kann. So hebt Henle an mehreren Stellen hervor, dass die Fasern beim Frosch vierseitige Prismen vorstellen. Gewiss kann diese Angabe richtig sein, in so fern als der Faserquerschnitt hier und da mehr einem Rechteck, als einem Sechseck ähnlich sehen kann. Indessen habe ich schon oben auf die große Veränderlichkeit dieses Bildes aufmerksam gemacht.

Ferner bemerkt Henle, dass die in Reihen angeordneten Zellen des Linsenepithels »nur theoretisch als Zellen aufzufassen sind, ihrer Form nach aber viel mehr nackten Kernen gleichen«. Dass sie die Bedeutung von Zellen haben, glaubt er »desshalb annehmen zu dürfen, weil sie nach vorn und hinten an unzweifelhafte Zellen, d. h. an Körper grenzen, welche deutlich in einen Kern und einen denselben rings umgebenden hellen Saum geschieden sind, nach vorn an die mittleren Epithelzellen der vorderen Kapselwand, nach hinten an die länglichen in zwei Spitzen auslaufenden Zellen, die sich zu Linsenfasern entwickeln«. Diese Angabe erklärt sich zum Theil daraus, dass bei Larven und Embryonen die Zellgrenzen meist

weniger scharf sind, als bei erwachsenen Thieren, dann aber auch daraus, dass die Zellgrenzen innerhalb der meridionalen Reihen einen schiefen Verlauf haben (vgl. z. B. Fig. 11*a* Taf. XXXI vom Salamander) und daher nur an senkrechten Schnitten, nicht aber im Oberflächenbilde deutlich gesehen werden können.

Henle hat auch die regressiven Veränderungen der Zellkerne untersucht und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die sich zum Theil nicht schwer mit den von mir geschilderten in Einklang bringen lassen. In den äußersten Faserlagen finden sich nach Henle Kerne, welche von denen der hintersten Zellen des Kapselepithels nicht verschieden sind. Später aber werden die Kerne »platter, meist etwas verlängert und entschieden grobkörniger; die einzelnen Körner sind größer und durch größere Zwischenräume getrennt, hell mit dunkeln Kontouren«. Darauf verlieren die Kerne ihre scharfen Kontouren, sie werden gleichsam »angefressen« und an ihrer Oberfläche entstehen Lücken, in denen die erwähnten Körner enthalten sind; die Lücken öffnen sich und die Körner gehen spurlos zu Grunde. Darauf werden die Kerne kleiner und die noch in ihnen enthaltenen Körner verfallen gleichfalls dem Untergange. Zum Schluss finde sich in manchen Fasern an der Stelle des Kerns ein heller Fleck, der wohl auch später verschwindet.

Aus dem Gesagten dürfte wohl hervorgehen, dass auch Henle keinen recht befriedigenden Einblick in die Erscheinungen des Kernschwundes bekommen hat.

III. Reptilien.

(Mit Tafel XI und XII.)

A. Entwicklung. Meine Beobachtungen über die Entwicklung der Linse der Reptilien sind lange nicht so vollständig, wie jene über die Entwicklung der Linse der Selachier und Amphibien; immerhin sind sie vollständig genug, um keine sehr empfindliche Lücke zu lassen. Sie beziehen sich auf Lacerta agilis und viridis und auf Tropidonotus natrix. Ich folge in der Beschreibung zunächst den Beobachtungen an Lacerta agilis.

Die erste Andeutung einer Linsenplatte sehe ich an einem Embryo mit 15 Urwirbeln als eine nicht scharf begrenzte Verdickung des Ektoderms. Zwischen ihr und der Augenblase findet sich ein sehr enger, ganz zellenfreier Spaltraum. In Beziehung auf die Entwicklung der anderen Sinnesorgane verhielt sich dieser Embryo so, wie der jüngste Pristiurus-Embryo, der eine Linsenplatte zeigte; er besaß also eine mäßig tiefe Nasengrube und eine sehr tiefe, aber noch weit offene Gehörgrube.

Wann sich die Linsenplatte einzusenken beginnt, kann ich nicht sagen. Bei einem Embryo mit 16 Urwirbeln war sie noch ganz flach[1].

Ein Embryo mit 23 Urwirbeln besaß schon eine ziemlich tiefe Linsengrube und im Stadium von 24 Urwirbeln bot diese das Bild der Fig. 1, Taf. XI. Die Grube wendet sich etwas dorsalwärts. Ihre Wand ist ungemein dick und die Zellkerne stehen in ihr weitaus der Mehrzahl nach an der basalen Seite. Allerdings finden sich auch Kerne, welche mehr dem Lumen genähert sind, aber es sind dies größtentheils solche, welche die Spuren einer eben abgelaufenen oder einer beginnenden Theilung an sich tragen. Ich halte daher das Epithel für einschichtig.

Zwischen dem Linsensäckchen und dem inneren Blatte der sekundären Augenblase findet sich ein minimaler Spaltraum, der ganz frei von Zellen ist. Das Mesoderm hält sich überhaupt sehr weit von der Linsenanlage entfernt und die Augenblase berührt in großer Ausdehnung sowohl dorsal- als ventralwärts von derselben das Ektoderm. Darin giebt sich eine Übereinstimmung mit Pristiurus, aber ein Unterschied gegenüber dem Axolotl zu erkennen.

Bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln (Fig. 2, Taf. XI) erscheint das Linsensäckchen schon sehr viel größer und es kann jetzt wohl keinem Zweifel mehr unterliegen, dass seine Wand einschichtig ist. Fast alle Kerne stehen an der basalen Seite und nur solche, welche, wie gesagt, Spuren einer Theilung erkennen lassen, sowie die Theilungsfiguren selbst finden sich auch an der dem Lumen zugewendeten Seite der Wand. Auch jetzt ist das Säckchen etwas nach der dorsalen Seite gerichtet.

Bei einem zweiten Embryo mit 27 Urwirbeln war die Einstülpungsöffnung viel enger, als in dem eben erwähnten Fall. In

[1] An einem Embryo mit 18 Urwirbeln beobachtete ich einmal eine interessante Missbildung. Während sonst bei Embryonen dieses Stadiums das Hirnrohr mit Ausnahme des vorderen Neuroporus schon vollständig geschlossen ist, war es hier noch sehr weit offen und zeigte auch nicht die geringste Tendenz, sich zu schließen. Es lag also eine Cranioschisis oder, richtiger, eine Encephaloschisis vor. Diese Hemmungsbildung ging aber keineswegs mit einer mangelhaften Entwicklung der Hirnplatten einher; vielmehr waren diese eben so mächtig ausgebildet, wie bei normalen Embryonen. Um so merkwürdiger war es, dass der Embryo in Beziehung auf die Ausbildung seiner Sinnesorgane gegenüber anderen, gleichalterigen, aber normalen Embryonen sehr beträchtlich im Rückstande war. Denn es fehlte nicht nur jede Spur einer Linsenplatte und Nasengrube, sondern es war auch an Stelle der Gehörgrube nur eine räumlich sehr beschränkte Ektodermverdickung vorhanden. Es lag also wohl eine Correlation von Hemmungsbildungen vor.

dem ersten Fall war sie bei einer Schnittdicke von 0,0075 mm auf fünf Schnitten zu sehen, in dem zweiten dagegen nur auf einem einzigen. Diesen habe ich in Fig. 3, Taf. XI abgebildet. — Es bestehen also ganz ähnlich, wie beim Axolotl individuelle Verschiedenheiten in der Entwicklung der Linse bei sonst gleichalterigen Embryonen.

Bei einem Embryo mit 28 Urwirbeln war die Einstülpungsöffnung ungefähr so groß, wie in dem in Fig. 3 abgebildeten Fall.

Im Stadium von 29 Urwirbeln war die Linsenanlage schon fast ganz vom Ektoderm losgelöst (Fig. 4, Taf. XI); nur auf einem Schnitt bestand noch eine geringfügige Verbindung zwischen beiden. In diesem Stadium hat sich auch das Gehörbläschen schon vom Ektoderm getrennt, während, wie wir gesehen haben, beim Axolotl dasselbe schon vor der Bildung der Linsenplatte vom Ektoderm abgeschnürt ist. Das Linsenbläschen ist jetzt auf dem Schnitt mehr viereckig als rund, und dem entspricht auch die Form seiner Höhle. Wie früher sind auch jetzt die Theilungsfiguren durchwegs dem Lumen genähert. Die bisher spaltförmige Höhle zwischen Linse und innerem Blatte der Augenblase hat sich etwas erweitert und bietet dieselbe Form wie bei Selachier- oder Amphibienembryonen korrespondirenden Alters.

Im Stadium von 31 Urwirbeln zeigt das Linsenbläschen im Vergleich mit den eben geschilderten Verhältnissen kaum etwas Besonderes.

Bei zwei Embryonen mit 33 Urwirbeln war das Linsenbläschen kugelig und bot auf dem Querschnitt das Bild der Fig. 5. Die Wand des Bläschens war überall ungefähr von gleicher Dicke und zeigte allenthalben Theilungsfiguren in großer Menge. Der Raum zwischen Linse und Augenblase hatte an Umfang bedeutend gewonnen.

Bald darauf beginnen sich die Zellen der medialen Wand des Linsenbläschens zu verlängern, und in Folge dessen bildet diese ein in das Lumen vorspringendes Polster. Dies ist schon im Stadium von 40 und noch besser im Stadium von 47 bis 48 Urwirbeln zu sehen (Fig. 6, Taf. XI). Dadurch wird das Lumen mehr und mehr verengt; in dem abgebildeten Fall hatte es auf dem Schnitt eine mondsichelförmige Gestalt. Die äußere oder laterale Wand des Bläschens stellt ein Epithel von erheblicher Dicke dar, in welchem die Kerne so dicht stehen, dass sie nicht alle in derselben Höhe Platz finden; jedoch ist die Mehrzahl derselben, wie früher, an der basalen Seite gelegen. In dieser Wand finden sich auch jetzt sehr zahlreiche, der freien Seite des Epithels genäherte Theilungsfiguren. Die Epithelgrenze liegt etwas hinter dem Äquator des Bläschens. Die Zellen lassen daselbst noch keine Anordnung zu meridionalen Reihen er-

kennen. — Die innere oder mediale Wand des Bläschens besteht aus den zu Fasern ausgewachsenen, koncentrisch über einander gelagerten Epithelzellen. An dem mit Kochenillealaun gefärbten Präparat sind die freien Enden der Fasern etwas dunkler tingirt, als die basalen. Es macht sich also auch hier, wie bei den Selachiern und Amphibien, im ersten Stadium der Linsenfaserbildung ein Unterschied zwischen freiem und basalem Ende der Zellen bemerkbar. In der Linsenfaserwand kommen von jetzt an keine Theilungsfiguren mehr vor. — In diesem Stadium, sowie auch im Stadium von 40 Urwirbeln, ja wahrscheinlich noch früher findet man ziemlich zahlreiche Zellen in dem Raum zwischen Linse und Augenblase. Diese sind wohl zum größten Theil durch die fötale Augenspalte ins Innere des Auges gelangt. Eben so findet man einzelne Mesodermzellen zwischen Linse und Ektoderm. Diese dürften von dem Mesoderm stammen, das sich zwischen Ektoderm und Außenfläche der sekundären Augenblase einschiebt und allmählich gegen die Linse vordringt. — Das äußere Blatt der Augenblase enthält jetzt schon ziemlich reichliches Pigment und zwar findet sich dasselbe ausschließlich an der dem inneren Blatte zugewendeten, also freien Seite; je näher dem Umschlagsrand der beiden Blätter, um so stärker ist es entwickelt.

Hier findet sich leider in meinen Beobachtungen eine Lücke. Embryonen mit 47 bis 48 Urwirbeln dürften — von der Stirnwölbung im Bogen über den Rücken gemessen — eine Länge von 7 bis 8 mm besitzen. Der nächst ältere Embryo aber, den ich geschnitten habe, hatte eine Länge von 1,6 cm, und auch von ihm besitze ich nur eine Sagittal-, keine Querschnittserie. Dasselbe gilt von dem nächstfolgenden Embryo von 2 cm Länge. Der jüngste, von dem ich wieder eine Querschnittserie besitze, hatte eine Länge von 2,2 cm. Ich hatte eben seiner Zeit die Serien zu ganz anderen Zwecken, ohne Rücksicht auf die Entwicklung des Auges und speciell der Linse, angefertigt. Auf Sagittalschnitten wird das Auge und damit die Linse nie rein äquatorial getroffen, sondern stets etwas schief und zwar desshalb, weil die Augenachsen nicht frontal, sondern schief stehen, so dass sie sich, nach hinten verlängert, in einem nach vorn offenen Winkel schneiden würden.

Schon die Sagittalschnittserie durch den jüngsten der erwähnten Embryonen zeigt, dass sich die Zellen an der Epithelgrenze bereits zu meridionalen Reihen geordnet haben. Damit hängt es zusammen, dass die Linsenfasern in der Peripherie der Linsenfasermasse schon zu radiären Lamellen vereinigt sind. Aber diese radiären Lamellen sind noch sehr kurz und nehmen nur einen kaum nennenswerthen

Antheil am Aufbau der Linse. Verfolgt man sie centralwärts, so sieht man, dass sie alsbald unregelmäßig werden und schließlich zu den ungeordneten Centralfasern führen. Diese bauen jetzt noch weitaus den größten Theil der Linse auf. — In diesem Stadium beträgt der Äquatorialdurchmesser der Linse ungefähr 0,40 mm[1].

Bei dem Embryo von 2 cm Länge waren die Radiärlamellen schon erheblich länger, immerhin bildeten aber auch jetzt noch die Centralfasern und Übergangsfasern den Hauptheil der ganzen Linsenfasermasse. Die Linse hatte jetzt einen Äquatorialdurchmesser von 0,49 mm, also einen Radius von 0,245 mm; davon entfielen 0,095 mm auf die Centralfasermasse, 0,06 mm auf die Übergangsfasern, 0,05 mm auf die Radiärlamellen und 0,04 mm auf das Epithel. Die Centralfasermasse hatte also einen Durchmesser von 0,19 mm. Die Radiärlamellen waren jetzt schon gut zu zählen; es waren ihrer 112 vorhanden.

Aus der Querschnittserie durch den Embryo von 2,2 cm Länge ist ein Schnitt durch die Mitte der Linse auf Taf. XI, Fig. 7 abgebildet. Die Linse hat einen Äquatorialdurchmesser von 0,54 mm und eine Achse von 0,42 mm. Ihr Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten; seine Dicke beträgt hier etwa 0,01 mm; gegen die Peripherie wird es allmählich dicker und seine Zellen erreichen etwas vor dem Äquator eine Höhe von 0,04 mm. Hinter dem Äquator nimmt die Höhe der Zellen wieder etwas ab und schließlich gehen sie in die Linsenfasern über. Wie die weitere Entwicklung lehrt, stellt die verdickte Zone des Epithels die Anlage des Ringwulstes dar. Dieselbe ist auf Taf. XI, Fig. 8 sammt ihrer Umgebung bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Man erkennt, dass die Zellen der Ringwulstanlage schon zu dieser frühen Zeit eine deutliche polare Differenzirung zur Schau tragen, indem ihr äußeres Ende dunkler und mehr gekörnt erscheint, während ihr inneres, den Linsenfasern zugekehrtes heller ist und eine mehr faserige Beschaffenheit besitzt. Die Kerne der Zellen liegen etwas näher dem äußeren, als dem inneren Ende; dabei sind sie so dicht gestellt, dass nicht alle in einer Reihe Platz finden.

Die Linsenfasern zeigen den in der Fig. 7 angegebenen Verlauf. Die Centralfasern sind kurz, unregelmäßig, in der Regel aber doch mehr oder weniger spindelförmig; nach außen nehmen sie jedoch bald regelmäßigere Formen an. Sie enthalten noch durchwegs Kerne, jedoch sind dieselben nicht in der ganzen Dicke der Linse gleich

[1] Alle im Folgenden angeführten Maße sind von den Schnitten abgenommen.

beschaffen. Die Kerne der Centralfasern sind kugelig, von da nach außen strecken sie sich allmählich in die Länge und erscheinen schließlich etwa drei- bis viermal so lang als breit. So erscheinen sie indessen nur auf Schnitten, welche mehr oder weniger genau durch die Mitte der Linse gehen; an Tangentialschnitten überzeugt man sich, dass die Kerne der jüngsten Fasern eigentlich kleine, plattgedrückte Scheiben vorstellen, die der älteren plattgedrückte Ellipsoide, und nur die der Centralfasern sind kleine Kugeln.

Den nächsten Embryo von 2,4 cm Länge habe ich wieder in Sagittalschnitte zerlegt. Die Linse hatte einen Äquatorialdurchmesser von 0,56 mm, also einen Radius von 0,28 mm. Von diesem Radius kamen 0,095 bis 0,10 mm auf die Centralfasern, ungefähr 0,06 mm auf die Übergangsfasern, 0,08 mm auf die Radiärlamellen und etwa 0,045 mm auf das Epithel. Die Zahlen für die Central- und Übergangsfasern waren also, wie nicht anders zu erwarten stand, gleich geblieben, die Radiärlamellen waren dagegen erheblich länger geworden und eben so zeigte auch die Ringwulstanlage eine etwas größere Dicke. Auch jetzt enthalten noch alle Fasern, auch die centralen, Kerne. Die Zahl der Radiärlamellen betrug, wie bei dem Embryo von 2 cm Länge, 112.

Nun folgt ein Embryo von 2,6 cm Länge, den ich wieder in Querschnitte zerlegt habe. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug 0,60 mm, die Achse 0,465 mm, die Dicke des Ringwulstes 0,05 mm. Alle Fasern enthielten Kerne; aber die der Centralfasern waren schon ungemein klein, fast punktförmig und färbten sich außerordentlich intensiv.

Der nächste Embryo war 2,9 cm lang; ich hatte ihn in Sagittalschnitte zerlegt. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug 0,64 mm, für die Central- und Übergangsfasern gelten dieselben Zahlen wie früher, während die Länge der Radiärlamellen mindestens 0,10 mm betrug. Der Ringwulst hatte eine Dicke von 0,06 mm. Die Zahl der Radiärlamellen war 120; an den centralen Enden der Radiärlamellen waren einige Theilungen derselben zu sehen. — Dieser Embryo war der jüngste, dessen Centralfasern die Kerne oder wenigstens das Chromatin verloren hatten. Von den Übergangsfasern schienen die meisten noch Kerne zu besitzen; diese sahen so aus, wie die der Centralfasern in früheren Stadien.

Auch den nun folgenden Embryo von 3,3 bis 3,4 cm Länge hatte ich in Sagittalschnitte zerlegt. Die Linse maß im Äquatorialdurchmesser 0,70 mm. Die Größenzunahme kam in erster Linie wieder auf Rechnung der Radiärlamellen. Der Ringwulst war kaum merk-

lich dicker geworden. Der Durchmesser der Centralfasermasse war ungefähr der gleiche wie bisher. In den Übergangsfasern begannen die Kerne zu schwinden. Die Zahl der Radiärlamellen betrug 119.

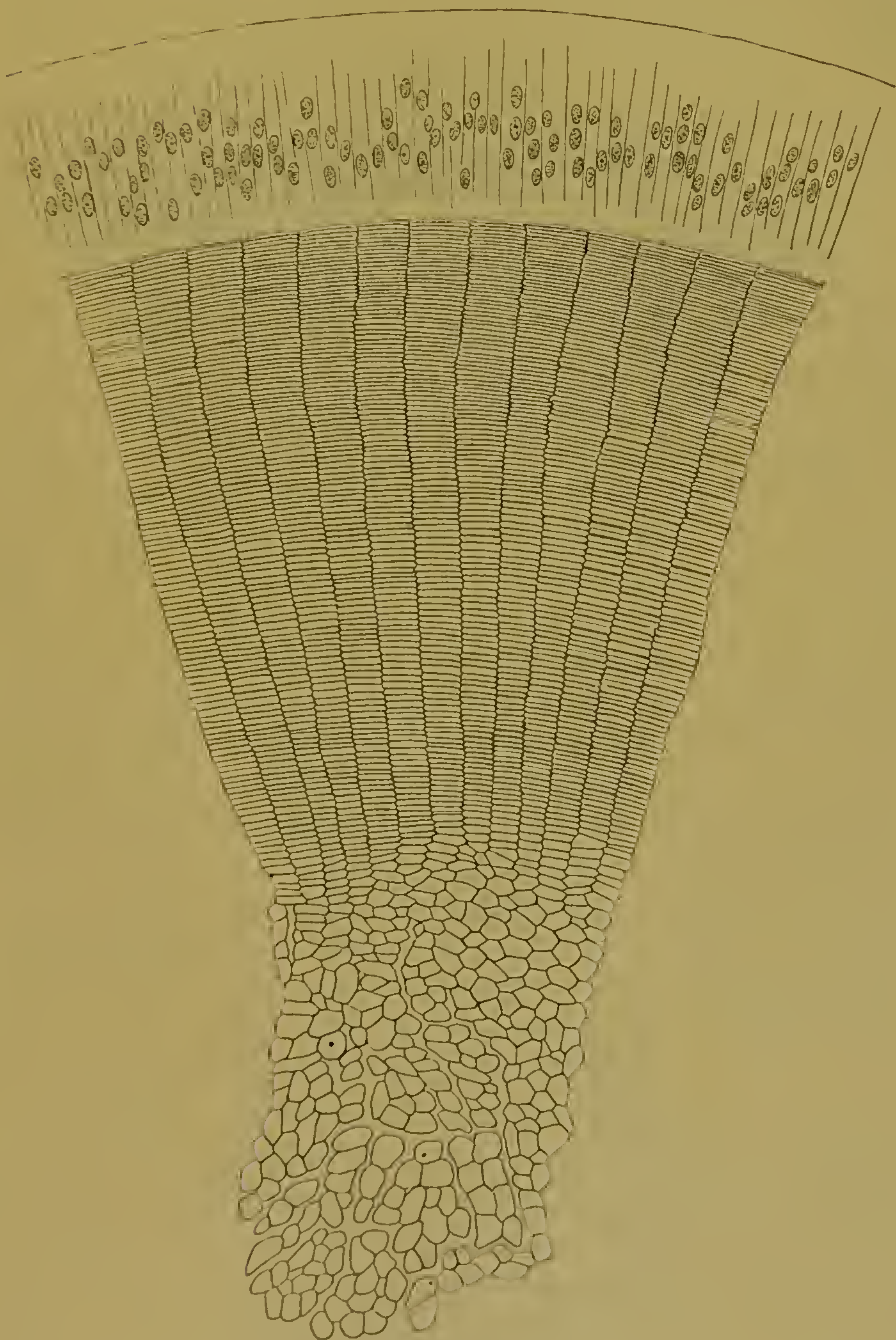
Der nächste Embryo hatte eine Länge von 3,6 cm; ich hatte den Kopf in Querschnitte zerlegt. Der Serie sind die Schnitte entnommen, nach denen die Figg. 9 und 10, Taf. XI gezeichnet sind. Der Äquatorialdurchmesser betrug 0,75 mm; die Achse 0,59 mm; der Ringwulst hatte eine größte Dicke von ungefähr 0,062 mm. Er hatte auch an Breite gewonnen, zeigte aber doch im Wesentlichen noch denselben Bau wie früher. Auch jetzt lassen seine Zellen eine deutliche polare Differenzirung erkennen. Aus der Figur ist zu ersehen, wie weit jetzt die Kernzone reicht; es sind nicht bloß die Centralfasern, sondern auch wohl die meisten Übergangsfasern frei von Kernen.

Nun folgt ein Embryo von 4,6 cm Länge, dessen Kopf in Sagittalschnitte zerlegt war. Die Linse hatte einen Äquatorialdurchmesser von 0,82 mm; die Dicke des Ringwulstes betrug ungefähr 0,07 mm. Die Centralfasermasse hatte denselben Durchmesser wie in allen früheren Stadien. Die Zahl der Radiärlamellen betrug 116. — Um die gegenseitigen Beziehungen von Centralfasermasse, Radiärlamellen und Ringwulst zur Anschauung zu bringen, habe ich in den Textfiguren 1 und 2 Sektoren aus solchen Äquatorialschnitten wiedergegeben. Der Schnitt der Fig. 15 (p. 81) trifft die Linse vor dem Äquator, also auch vor der Kernzone; der Schnitt der Fig. 16 geht ziemlich genau durch den Äquator und trifft daher auch die Kernzone; er ist, wie auf allen Sagittalschnitten durch den Kopf, nicht genau parallel dem Äquator durch die Linse geführt. Beide Bilder zeigen, einen wie wesentlichen und wichtigen Antheil die Radiärlamellen jetzt schon an dem Aufbau der Linse nehmen.

Das letzte Stadium, das ich untersuchte, betraf zwei Embryonen von 5,6 cm Länge; sie hatten schon ganz die Form und das Aussehen der entwickelten Thiere. Von dem Kopfe des einen der beiden hatte ich eine Sagittal-, von dem des andern eine Querschnittserie angefertigt. Der Querschnittserie ist der Schnitt entnommen, der auf Taf. XI, Fig. 11 abgebildet ist. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug 0,86 mm, die Achse 0,69 mm; der Ringwulst hatte eine größte Dicke von 0,08 mm. Die Äquatorialschnitte zeigten, dass 121 Radiärlamellen vorhanden waren. Die Centralfasermasse war nicht größer, als bei allen jüngeren Embryonen.

Aus den mitgetheilten Thatsachen lässt sich ein ziemlich vollständiges Bild von der Linsenentwicklung der Eidechse gewinnen.

Wir dürfen sagen, dass von der Zeit an, zu der sich die Zellen an der Grenze des Linsenepithels zu meridionalen Reihen zu ordnen

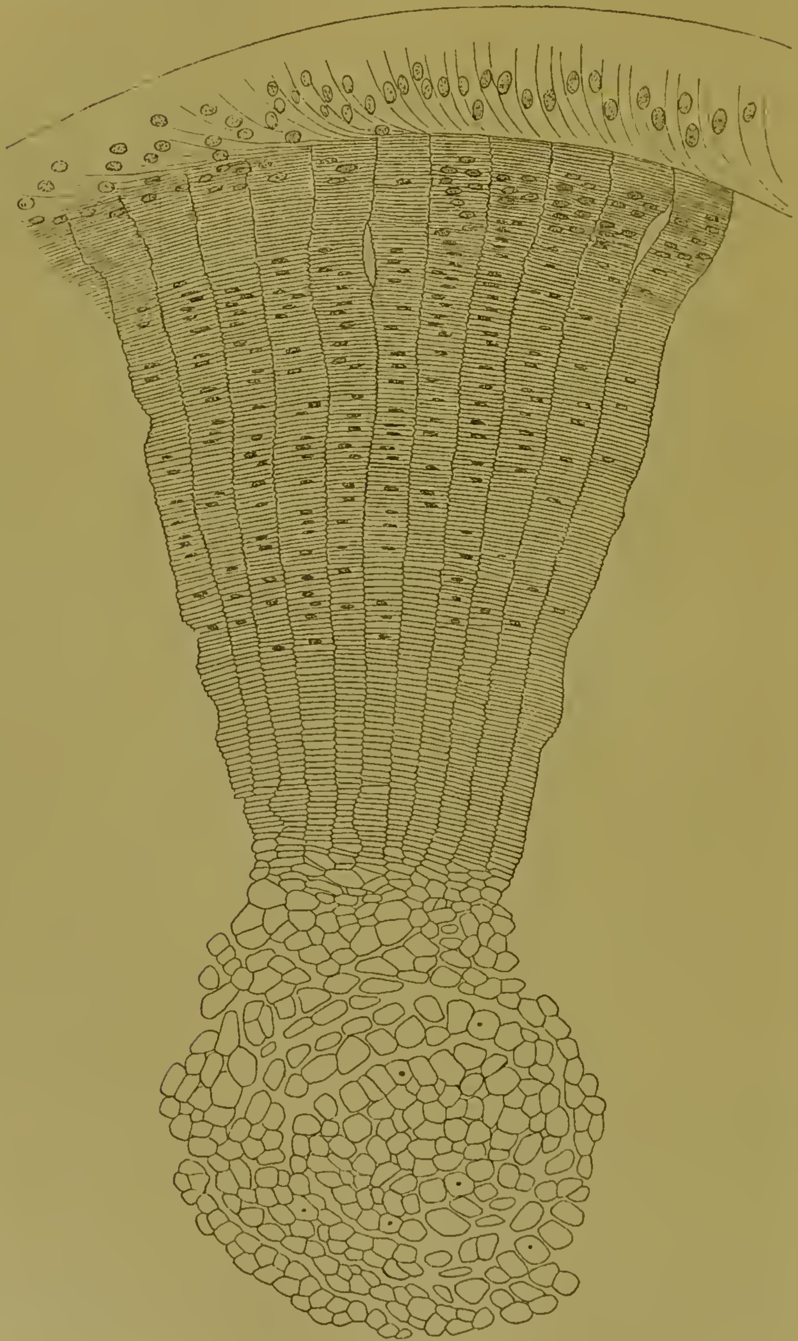


Textfig. 15.

Aus einem Äquatorialschnitte durch die Linse eines 1,6 cm langen Embryo von Lacerta agilis.

beginnen, die Centralfasermasse, welche den Kern der ganzen Linse bildet, nicht mehr an Umfang zunimmt. Sie hat bei allen Embryonen

von 2,0 bis 5,6 cm Länge ungefähr denselben Durchmesser. Das Wachsthum der Linse erfolgt also von jener Zeit an ausschließlich



Textfig. 16.

durch Vergrößerung der Radiärlamellen. — Von besonderer Wichtigkeit

ist auch die Bildung des Ringwulstes aus dem Linsenepithel, sowie die Thatsache, dass die Zellen des Ringwulstes schon von den frühesten Stadien an eine polare Differenzirung erkennen lassen.

Die Bildung der Linse von Lacerta viridis stimmt, so weit ich aus meinen etwas dürftigen Beobachtungen schließen darf, in allen wesentlichen Punkten mit jener von Lacerta agilis überein. Bei einem Embryo mit 25 bis 26 Urwirbeln war die Linsengrube auf beiden Seiten noch offen; bei einem Embryo mit 28 Urwirbeln war sie auf einer Seite geschlossen, auf der andern noch offen; bei einem Embryo mit 33 Urwirbeln war das Linsenbläschen schon vollkommen vom Ektoderm abgelöst und stellte ein annähernd kugeliges Gebilde dar, dessen Wände überall gleich dick waren. Das Ektoderm war über dem Linsenbläschen verdickt. In dem Raum zwischen Linse und Augenblase, sowie zwischen Linse und Ektoderm lagen ziemlich viele Mesodermzellen. Bei einem Embryo mit 34 bis 35 Urwirbeln war die mediale Wand des Linsenbläschens schon etwas dicker als die laterale. — Weiter reichen leider meine Beobachtungen hier nicht. Dagegen habe ich noch zwei ältere Embryonen von Lacerta vivipara und einen von Anguis fragilis untersucht. Der jüngere Embryo der erstgenannten Art hatte eine Länge von 2 cm. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug ungefähr 0,59 mm, die Dicke des Ringwulstes 0,04 mm, die Zahl der Radiärlamellen 105, also erheblich weniger als bei Lacerta agilis. — Der ältere der beiden Embryonen war 3,5 cm lang. Seine Linse hatte einen Äquatorialdurchmesser von 0,70 mm, die Dicke des Ringwulstes betrug 0,05 mm, die Zahl der Radiärlamellen, wie früher, 105. — Der Embryo von Anguis fragilis hatte eine Länge von 5,5—6,0 cm. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug 0,59 mm, die Dicke des Ringwulstes ungefähr 0,036 mm, die Zahl der Radiärlamellen 90.

Vollständiger als in Beziehung auf die letztgenannten Arten sind meine Beobachtungen über die Entwicklung der Linse von Tropidonotus natrix, jedoch auch lange nicht so vollständig, wie hinsichtlich Lacerta agilis. Ich habe im Ganzen sieben Stadien untersucht, von denen sich die ersten sechs ziemlich eng an einander anschließen, während das letzte einem erheblich weiter entwickelten Embryo entnommen ist.

Bei dem jüngsten von mir untersuchten Embryo hatte die Linsenanlage das Aussehen der Fig. 12, Taf. XI, stand also ungefähr auf derselben Stufe wie in den Stadien der Fig. 2 oder 3 von Lacerta agilis. Ich halte auch bei der Ringelnatter das Epithel der Linsen-

grube für einschichtig; denn wenn auch eine nicht geringe Zahl von Kernen dem Lumen des Säckchens genähert liegt, so sind das doch wieder zum großen Theil solche Kerne, die eben aus einer Theilung hervorgegangen sind oder sich zu einer solchen anschicken. Weitaus die Mehrzahl der Kerne ist auch hier an der basalen Seite der Wand gelegen. — Bei einem etwas älteren Embryo war die Linse schon im Begriff, sich vom Ektoderm abzuschnüren; auf der einen Seite war die Einstülpungsöffnung nur noch auf einem Schnitte zu sehen, auf der anderen war sie schon ganz geschlossen; aber auch hier bestand noch ein breiter Zusammenhang mit dem Ektoderm. — In dem folgenden Stadium war die Öffnung auf beiden Seiten vollständig geschlossen, das Linsenbläschen hing aber noch mit dem Ektoderm zusammen. Es erschien auf dem Querschnitte kreisrund, und seine mediale Wand war schon um eine Spur dicker als die laterale. — Das folgende Stadium habe ich in Fig. 13 abgebildet. Die Verbindung des Linsenbläschens mit dem Ektoderm hatte sich auf beiden Seiten vollständig gelöst. Die mediale Wand war ungefähr $2^1/_2$mal so dick als die laterale; ihre Zellen hatten also begonnen zu Fasern auszuwachsen. Weitaus die Mehrzahl der Kerne stand an der basalen Seite. In beiden Wänden war die Menge der Theilungsfiguren eine überaus große. Unter ihnen gab es namentlich in der Linsenfaserwand nicht wenige, deren Achse senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet war. Und doch bleibt die Wand bekanntlich auch später einschichtig. Es ist dies von einiger Wichtigkeit in allgemein entwicklungsgeschichtlicher Beziehung. Wie mir scheint, hat man nämlich bisher bei der Beurtheilung gewisser entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge etwas allzu starken Nachdruck auf die Stellung der Theilungsachsen gelegt; ich kann mich selbst von diesem Fehler nicht frei sprechen. Freilich wissen wir nicht, in welcher Weise sich später die Tochterzellen, die aus solchen Theilungen hervorgehen, wieder in das einschichtige Epithel einordnen; indessen ist es möglich, dass die Theilungsebene nicht immer senkrecht auf der Theilungsachse steht. — Eine andere Erscheinung, die an einzelnen Schnitten durch das Linsenbläschen in diesem Stadium auffällt, besteht darin, dass zuweilen in der Höhle, und zwar besonders häufig mehr oder weniger dicht an der lateralen Wand, einzelne im Zerfall oder in Degeneration begriffene Zellkerne gelegen sind. In solchen degenerirenden Kernen ist das Chromatin zu sehr stark lichtbrechenden, rundlichen Körnern zusammengeballt, ganz ähnlich, wie ich es früher von Torpedo und vom Axolotl beschrieben

habe. Diese degenerirenden Kerne stammen wahrscheinlich von Tochterknäueln oder jungen Tochterkernen ab, die bei der Theilung dem Lumen etwas zu nahe gekommen sind. Einmal habe ich auch in der That einen Tochterknäuel im Begriff getroffen, aus der Wand des Bläschens ins Lumen zu treten. Ich glaube nicht, dass dieser Austritt der Kerne erst in Folge der Fixirung geschieht, denn sonst könnte man an ihnen nicht alle möglichen Stufen der Degeneration bis zum völligen Schwunde der chromatischen Substanz finden. Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf die gewiss allen Embryologen bekannte Thatsache hinweisen, dass man auch im Lumen des Hirn- und Rückenmarksrohres gar nicht selten junge oder in Degeneration begriffene Zellkerne findet. Irgend eine tiefere Bedeutung kann ich aber dieser Erscheinung trotz ihrer weiten Verbreitung nicht zuschreiben.

Bei einem etwas älteren Embryo einer Ringelnatter stand die Linse ungefähr in dem Stadium, das ich in Fig. 6 von der Eidechse abgebildet habe. Vielleicht war die Entwicklung der Linsenfasern sogar noch etwas weiter gediehen. Das Epithel zeigte in so fern eine Eigenthümlichkeit, als seine Dicke am Äquator und darüber hinaus bis zum Übergang in die Linsenfasern kontinuirlich anstieg. Eine Andeutung dieses Verhaltens war übrigens schon in dem in Fig. 13 abgebildeten Fall zu sehen. Später tritt diese Erscheinung noch etwas deutlicher hervor, und man könnte sich daher vielleicht versucht fühlen, in ihr eine Andeutung einer Ringwulstbildung zu erblicken. Indessen halte ich eine solche Auffassung nicht für richtig; denn bei einem typischen Ringwulst nimmt die Dicke des Epithels nach hinten zu wieder ab; hier aber steigt sie kontinuirlich an. Auch begegnet man einer ähnlichen Dickenzunahme bei Linsen, die es nie zur Ausbildung eines Ringwulstes bringen. Übrigens ist dieser Zustand von ganz kurzer Dauer. Bei dem letzten, von mir untersuchten Ringelnatterembryo, dessen Linse in Fig. 14 bei schwacher Vergrößerung wiedergegeben ist, war sie vollständig geschwunden und das Epithel an der ganzen Vorderfläche bis zum Äquator von der gleichen Dicke; am Äquator ging es, ohne dass es zuerst zur Bildung eines Ringwulstes gekommen wäre, direkt in die Linsenfasern über. Der Embryo dürfte in Beziehung auf seine allgemeine Organisation ungefähr auf derselben Höhe gestanden haben, wie der Eidechsenembryo, dessen Linse in Fig. 9 abgebildet ist. Der Unterschied dieser beiden Linsen springt sofort in die Augen; er betrifft nicht bloß den feineren Bau, indem bei der Schlange auch nicht die

leiseste Spur eines Ringwulstes zu sehen ist, sondern auch die äußere Form, indem die Linse der Schlange nahezu kugelig, die der Eidechse vorn sehr stark abgeplattet ist, sowie denn überhaupt hier der Unterschied zwischen Äquatorialdurchmesser und Achse ein sehr auffallender ist. — An der Grenze des Epithels haben sich die Zellen schon zu meridionalen Reihen geordnet, wie aus dem Anschnitt der Linse, der in Fig. 15 abgebildet ist, hervorgeht. Es muss also auch schon zur Bildung von Radiärlamellen gekommen sein; indessen ist davon begreiflicherweise auf einem Meridionalschnitt nichts zu sehen.

Über die Entwicklung der Reptilienlinse liegt in der Litteratur verhältnismäßig wenig vor. Kessler[1] hat einige Stadien von Lacerta — die Art ist nicht genannt — und eines von Vipera berus untersucht. Die Wand des Linsenbläschens soll Anfangs, wie dies Kessler auch für das Huhn angiebt, mehrschichtig sein. Die Umbildung dieses mehrschichtigen Epithels in ein einschichtiges soll an der äußeren Wand des Bläschens in derselben Weise erfolgen, wie beim Huhn. Ich werde darüber im nächsten Kapitel referiren. Dagegen sollen »die Entwicklungsvorgänge in der proximalen Wand der Linsenblase einen etwas abweichenden Verlauf« nehmen. Es sollen nämlich die Zellen, nachdem sie bereits spindelförmig ausgewachsen sind, noch in drei bis vier Schichten über einander liegen, während sich beim Huhn zu dieser Zeit schon eine Kernzone herzustellen begonnen hat. Die Umbildung der Zellen zu Fasern soll auch »nicht gleichzeitig und gleichmäßig, wie beim Hühnchen« erfolgen, sondern in der Weise, dass zunächst nur die peripherischen, in der Nähe des Äquators liegenden Zellen zu Fasern auswachsen, während die centralen »zum Theil spindelförmig, zum Theil unregelmäßig geformt und gebläht erscheinen«. »Man könnte versucht sein,« fährt Kessler fort, »letzteres als Wirkung mangelhafter Härtung anzusehen; dagegen spricht aber nicht nur das übrige Aussehen der Präparate, welche entschieden als gelungen gehärtet bezeichnet werden dürfen, sondern auch der Umstand, dass bei den eben so behandelten entsprechenden Stadien vom Hühnchen und den anderen Thieren solche gebläht aussehende Formen sich nicht vorfinden, sowie der andere, dass dieselben bei älteren Stadien von der Eidechse, in denen doch das gehörige Durchdringen der Erhärtungsflüssigkeit wahrscheinlich noch schwieriger ist, gleichfalls fehlen.« Aus diesen Angaben schließe

[1] Leonhard Kessler, Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

ich, dass Kessler schon nahe daran war, den Unterschied zwischen centralen und zu radiären Lamellen geordneten Fasern zu erkennen. Dieser Unterschied ist ja, wie aus meinen Fig. 7 und 9, Taf. XI, hervorgeht, bis zu einem gewissen Grade auch an Meridionalschnitten erkennbar. Entschieden unrichtig aber ist es, wenn Kessler sagt: »Die Faserbildung schreitet nur sehr langsam centralwärts vor; auch bei schon recht alten Embryonen findet man immer noch eine Anzahl nicht umgebildeter Elemente; um diese centrale Masse liegen die Fasern, nach der Peripherie hin stetig an Länge zunehmend .... in äußerst regelmäßiger koncentrischer Anordnung; jede Faser reicht mit ihrem distalen sowohl als mit ihrem proximalen Ende bis an die Linsenachse« etc. Kessler musste also annehmen, dass sich die Fasern zunächst an der Peripherie bilden, dann im Centrum, später aber wieder an der Peripherie.

Korányi[1] hat die Linsenbildung der Eidechse an drei Embryonen untersucht. Der jüngste, von 2,6 mm Länge, zeigte eine Linsengrube, deren Wand aus cylindrischen Zellen bestand, »die in mehreren Reihen zu liegen kamen«. Bei dem zweiten Embryo, von 3,5 mm Länge, war die Linsenanlage noch nicht ganz abgeschnürt; auch von ihr giebt Korányi an, dass die Wand der Blase aus »mehreren Reihen cylindrischer Zellen« bestand. Bei dem dritten Embryo von 4 mm Länge war die Linse vom Ektoderm ganz abgeschnürt.

Auch C. K. Hoffmann[2] giebt an, dass die Wand des Linsenbläschens bei Lacerta Anfangs aus zwei bis drei Schichten bestehe. Das Epithel soll später einschichtig werden, mit Ausnahme des Ringwulstes, an dem es auch später noch mehrschichtig bleiben soll. Von den Zelltheilungsfiguren der jungen Linse bemerkt Hoffmann ganz richtig, dass sie »durchaus ventricular« gelegen sind und Anfangs sowohl in der medialen, als in der lateralen Wand vorkommen. Später aber hat sie auch Hoffmann nur in der lateralen Wand gefunden. »Sobald nämlich die Zellen der hinteren Lage (d. h. der medialen Wand) sich je in Fasern von axialer Richtung zu verlängern anfangen, hören in dieser Schicht die Mitosen auf, und Hand in Hand damit verkleinert sich auch allmählich der ursprünglich ziemlich große Linsenhohlraum.« Die Abbildungen, die Hoffmann seiner

[1] A. Korányi, Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. Bd. III. 1886.

[2] C. K. Hoffmann, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. III. Abth. 1890.

Beschreibung beigiebt, sind leider so schematisch, dass man ihnen keine Beweiskraft zuerkennen kann.

Nach dem Gesagten stimmen alle bisherigen Untersucher darin überein, dass die Wand des Linsenbläschens der Reptilien Anfangs aus mehreren Schichten von Zellen besteht, während ich die Auffassung vertrete, dass sie von allem Anfang an einschichtig ist. Nun ist es, wie ich gern zugebe, oft recht schwer mit Sicherheit zu sagen, ob ein Epithel einschichtig oder mehrschichtig ist. Wenn ich das Epithel des Linsenbläschens der Eidechse und der Ringelnatter für einschichtig halte, so stütze ich mich, wie ich hier nochmals kurz zusammenfassen will, auf folgende Gründe: erstens liegen weitaus die meisten Kerne an der basalen Seite der Wand des Bläschens; zweitens sind die Kerne, welche nicht diese Lage haben, der großen Mehrzahl nach solche, die entweder Spuren einer beginnenden oder einer eben abgelaufenen Theilung zeigen, oder die in voller Theilung begriffen sind; drittens — und dies hängt mit dem zweiten Argumente zusammen — liegen in einschichtigen Epithelien die Kerne, wenn sie sich theilen, stets an der freien Seite des Epithels. Dies ist so konstant, dass es geradezu ein Mittel an die Hand giebt, in zweifelhaften Fällen die Frage, ob ein Epithel einschichtig oder mehrschichtig sei, mit Sicherheit zu entscheiden. Nun sind auch im Linsenbläschen der Reptilien die Theilungsfiguren nie an der basalen, sondern stets mehr oder weniger weit an der freien Seite gelegen. — Diese Argumente wurden von keinem der bisherigen Untersucher beachtet und daher sind alle, wie ich glaube, in denselben Fehler verfallen.

B. Bau. Die Linse der Reptilien zeigt eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Form, eine Mannigfaltigkeit, wie sie in ähnlicher Weise nur bei den Vögeln wiederkehrt. Ich gebe zunächst eine Übersicht der untersuchten Arten:

1. Ordnung: Crocodilia, Krokodile.

Alligatoridae . . . . . . Alligator mississipiensis.

2. Ordnung: Chelonia, Schildkröten.

Emydae . . . . Emys europaea, Teichschildkröte.
Chersidae . . . . Testudo graeca, griech. Schildkröte.

3. Ordnung: Saurii, Echsen.

Rhynchocephalia . . . . Hatteria punctata.

Ascalabotae, Geckonen .	Platydactylus mauritanicus.
Lacertidae, Eidechsen .	Lacerta viridis, Smaragdeidechse. Lacerta faraglionensis, Faraglione-Eidechse. Lacerta agilis, Zauneidechse. Lacerta muralis, Mauereidechse.
Chamaeleonidae, Chamäleons	Chamaeleo vulgaris.
Scincoideae, Sandechsen	Gongylus ocellatus, Walzeneidechse. Anguis fragilis, Blindschleiche.
Ptychopleurae, Seitenfalter	Pseudopus Pallasii, Scheltopusik.

4. Ordnung: Ophidia, Schlangen.

Pythonidae, Riesenschl.	Eryx jaculus, Rollschlange. Python molurus, Tigerschlange.
Colubridae, Nattern. . .	Tropidonotus natrix, Ringelnatter. Trop. natrix var. sparsus. Elaphis quaterradiatus, Streifennatter. Zamenis viridiflavus, Zornnatter.
Viperidae, Ottern	Vipera aspis.

Alle untersuchten Thiere waren erwachsen oder nahezu erwachsen, mit Ausnahme des Alligators, von dem ich zwei junge, 25,3 cm lange Exemplare untersuchte, sowie einiger junger griechischer Schildkröten von 9 bis 10 cm Länge. Von letzterer Art habe ich aber auch ein erwachsenes, 16,5 cm langes Exemplar untersucht.

Die Linsen wurden fast durchwegs so konservirt, dass der rein präparirte Bulbus zunächst auf eine halbe Stunde in die Fixirungsflüssigkeit (Platinchlorid-Sublimat oder Pikrinsäure-Sublimat) gelegt, dann im Äquator durchschnitten, und nun die vordere Bulbushälfte allein noch ungefähr 24 Stunden in der betreffenden Flüssigkeit gelassen wurde. Nur von Eryx jaculus wurden die Bulbi gleich in toto fixirt. — Die Linsen von Hatteria, Python und Elaphis stammten von alten Spiritusexemplaren.

Die im Folgenden mitgetheilten Skizzen sind alle bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet; sie sind sämmtlich so orientirt, dass die äußere Fläche nach links, die innere nach rechts gewendet ist.

Die Linsen der beiden jungen Alligatoren (Fig. 17) fielen zunächst durch ihre Größe auf; ihre äußere Fläche war viel weniger gewölbt, als ihre innere, und der Krümmungsradius der ersteren mehr als ein

Drittel länger, als der der letzteren. Der Äquator war abgerundet, aber immerhin leidlich gut markirt.

Bei Emys (Fig. 18) besitzen beide Flächen der Linse ungefähr den gleichen Krümmungsradius; jedenfalls ist die Differenz, wenn eine solche besteht, keine große. Bei Testudo (Fig. 19) ist die äußere Fläche viel flacher als die innere, und die ganze Linse viel weniger dick, als bei Emys. Der Äquator tritt bei beiden Arten deutlich hervor.

Die Linse des Gecko (Fig. 20) zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit der des Alligators, nur ist sie mehr kugelig und der Äquator in Folge dessen weniger scharf markirt. Immerhin ist auch hier der Wölbungsunterschied der beiden Flächen deutlich erkennbar.

Die Linsen der vier untersuchten Eidechsenarten (Fig. 21 bis 24) tragen die Familienähnlichkeit ihrer Träger deutlich zur Schau; sie bilden eine gegen die bisher betrachteten Formen gut begrenzte Gruppe. Überall ist der Unterschied zwischen äußerer und innerer Fläche sehr groß; der Äquator bildet stets einen breiten, mehr oder weniger abgerundeten Wulst. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten sind gering; so ist z. B. die Linse von Lacerta viridis (Fig. 20) und in geringerem Grade auch die von Lacerta muralis (Fig. 24) in der Mitte der Vorderfläche etwas flacher, als bei Lacerta agilis (Fig. 23), und faraglionensis (Fig. 22).

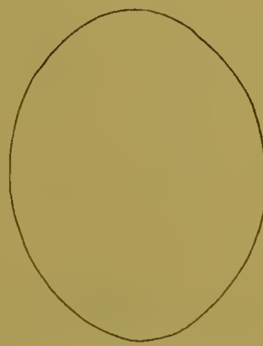
Die Linsen des Scheltopusiks (Fig. 25), der Walzeneidechse (Fig. 26) und der Blindschleiche (Fig. 27) zeigen mehr oder weniger stark den Eidechsencharakter. Beim Scheltopusik und der Blindschleiche ist die Linse außen nahezu plan und der Wulst, den der Äquator hervorwölbt, ist bei keiner Eidechse so mächtig entwickelt, als beim Scheltopusik.

Ganz eigenartig ist die Linse des Chamäleons (Fig. 28) geformt; ihre äußere Fläche ist weniger ausgedehnt, als ihre innere und der Wulst, welcher beide am Äquator mit einander verbindet, fällt nach hinten steiler ab als nach vorn; in dieser Hinsicht verhält sich also die Linse des Chamäleons genau entgegengesetzt der der Eidechsen und Verwandten. Während daher bei diesen die Äquatorialebene vor das Centrum der Linse fällt, fällt sie beim Chamäleon hinter dasselbe.

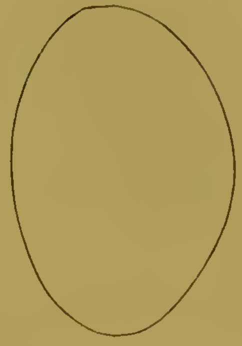
Eine Sonderstellung unter den Linsen der Reptilien nehmen diejenigen der Schlangen ein. Sie scheiden sich selbst wieder in zwei Gruppen. Die eine wird von den Linsen des kleinäugigen Eryx jaculus repräsentirt und charakterisirt sich dadurch, dass beide Flächen der Linse ziemlich gleichmäßig abgeflacht sind, die andere umfasst die Linsen der Nattern und Vipern und charakterisirt sich durch die



Textfig. 17.
Alligator mississipiensis.



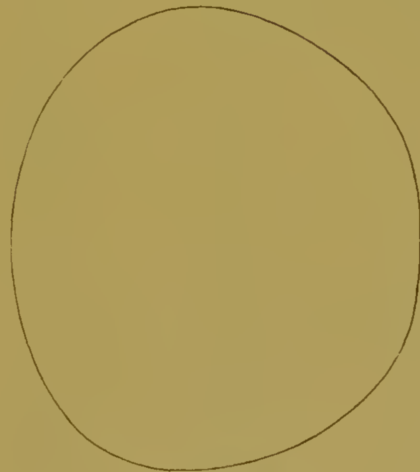
Textfig. 18.
Teichschildkröte (Emys europaea).



Textfig. 19.
Griechische Schildkröte (Testudo graeca).



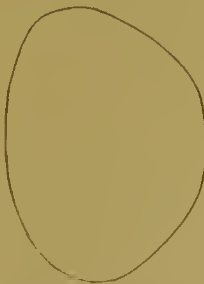
Textfig. 21.
Smaragdeidechse (Lacerta viridis.)



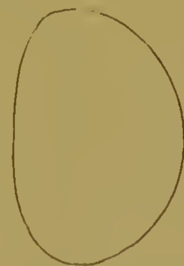
Textfig. 20.
Gecko (Platydactylus mauritan.).



Textfig. 22.
Faraglione-Eidechse (Lacerta faragl.).

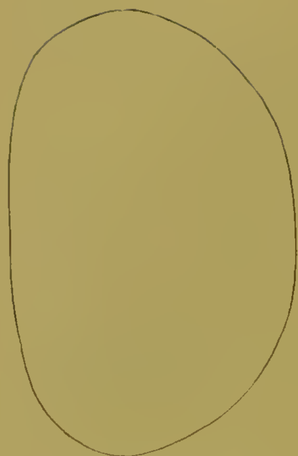


Textfig. 23.
Zauneidechse (Lacerta agilis).

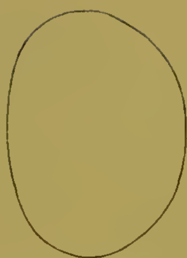


Textfig. 24.
Mauereidechse (Lacerta muralis).

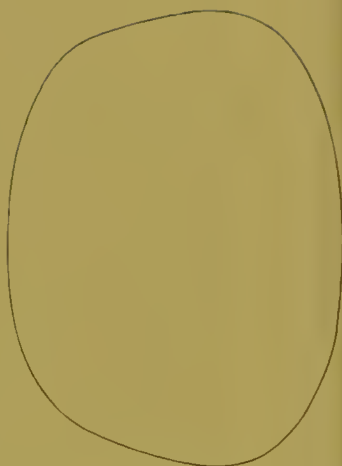
Alle Figuren bei gleicher Vergrößerung.



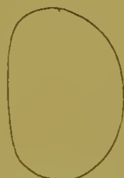
Textfig. 25.
Scheltopusik (Pseudopus Pallasii).



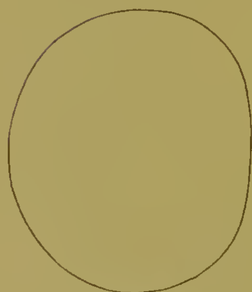
Textfig. 26.
Walzeneidechse (Gongylus ocellat.).



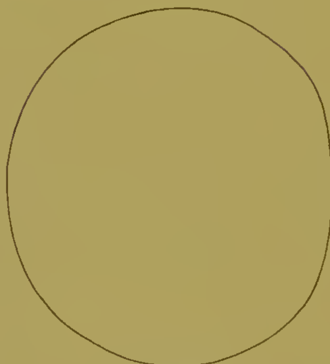
Textfig. 28.
Chamäleon (Chamaeleo vulgaris).



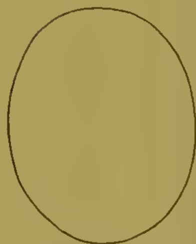
Textfig. 27.
Blindschleiche (Anguis fragilis).



Textfig. 29.
Ringelnatter (Tropidonotus natrix).



Textfig. 30.
Zornnatter (Zamenis viridiflav.).



Textfig. 31.
Viper (Vipera aspis).

Alle Figuren bei der gleichen Vergrößerung.

starke Vorwölbung der Vorderfläche. Diese ist bei Tropidonotus natrix (Fig. 29) und Zamenis viridiflavus (Fig. 30) geradezu kugelig, während die Hinterfläche fast plan erscheint; bei Vipera aspis dagegen (Fig. 31) sind beide Flächen ungefähr gleich stark gewölbt. Alle Schlangenlinsen haben mit einander gemein, dass der Äquator in keiner Weise markirt ist. Dadurch unterscheiden sie sich schon äußerlich von den Linsen aller anderen Reptilien.

Im Folgenden sind die Maße einiger Linsen und die aus denselben berechneten Indices zusammengestellt:

	Äquatorialdurchm. in mm	Achse in mm	Index
Alligator mississipiensis	4,43	3,52	1,25
Emys europaea	2,45	1,90	1,28
Testudo graeca	2,54	1,54	1,64
Platydactylus mauritanicus	3,47	3,09	1,12
Lacerta viridis	2,92	2,06	1,41
» faraglionensis	2,25	1,53	1,47
» agilis	2,09	1,51	1,38
» muralis	1,94	1,28	1,51
Pseudopus Pallasii	3,60	2,30	1,56
Gongylus ocellatus	1,98	1,43	1,38
Anguis fragilis	1,38	0,93	1,48
Chamaeleo vulgaris	3,68	2,72	1,35
Tropidonotus natrix	2,27	1,94	1,17
Zamenis viridiflavus	2,87	2,60	1,10
Vipera aspis	1,92	1,53	1,25

Der Index ist also bei den Schlangen am kleinsten, bei den Sauriern mit Ausnahme des Gecko am größten.

Die mitgetheilten Zahlen sind keine Mittelwerthe, sondern beziehen sich immer nur auf je eine Linse der betreffenden Art.

Was die relative Größe der Linse, d. h. ihre Größe im Verhältnis zur Größe des ganzen Körpers, betrifft, so scheinen keine ganz fixen Beziehungen zu bestehen. Allerdings trifft man gewöhnlich innerhalb einer eng begrenzten Gruppe, etwa einer Familie, bei den größten Arten die größten, bei den kleinsten die kleinsten Linsen; so besitzt beispielsweise unter den Eidechsen die größte Form, Lacerta viridis, die größten, die kleinste, Lacerta muralis, die kleinsten Linsen. Ähnliches gilt von den Nattern; die Zornnatter (Zamenis viridiflavus) besitzt viel größere Linsen, als die viel kleinere Ringelnatter. Aber

es bestehen auch sehr auffallende Ausnahmen von dieser Regel; so besitzt unter den Scincoiden die Blindschleiche viel kleinere Linsen, als der erheblich kleinere Gongylus, und eben so ist es seit Langem bekannt, dass manche Schlangen, wie z. B. Eryx jaculus, durch auffallend kleine Augen und Linsen ausgezeichnet sind.

Sehr merkwürdig ist die außerordentliche Größe der Linsen des kleinen Gecko. Ein Platydactylus mauritanicus hat etwa die Größe einer mittelgroßen Lacerta agilis und doch haben seine Linsen ein Volum, das das der Linsen dieser Eidechse sicher um mehr als das Sechsfache übertrifft. Es müssen also wohl noch ganz besondere Momente für die Größe der Linse maßgebend sein. Ich werde auf diesen Gegenstand später wieder zurückkommen.

Es wäre auch von Interesse, auf das Verhältnis zwischen Größe der Linse und Größe des ganzen Auges und weiterhin auf das Verhältnis zwischen Größe des Auges und Größe des ganzen Körpers zu achten. Leider habe ich aber versäumt, darüber etwas Genaueres zu notiren.

Die Linse des Alligators besitzt hinten eine ziemlich lange horizontale, vorn eine ungefähr eben so lange vertikale Naht. Die Linsen von Emys und Testudo besitzen keine Naht. Beim Gecko ist allem Anscheine nach auch keine Naht vorhanden; wenn eine solche vorhanden sein sollte, so kann sie jedenfalls nur sehr kurz sein. Bei allen anderen von mir untersuchten Sauriern fehlen die Nähte bestimmt. Die Linsenfasern treten also, wie bei allen Formen ohne Nähte, sich allmählich verschmälernd, vorn und hinten direkt an die Linsenachse heran. Bei den Schlangen sind vorn und hinten kurze Linsennähte vorhanden; wie überall, steht die vordere Naht senkrecht auf der hinteren. — Wie bei den Selachiern und Amphibien sieht man auch bei den Reptilien dort, wo Linsennähte vorkommen, von ihnen regelmäßig gestellte Strahlen auslaufen, die auch hier nichts Anderes als Spalten vorstellen, die bei der Konservirung entstanden sind und mehr oder weniger tief zwischen die Radiärlamellen der Linse eindringen.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen über Form, Größe und Aussehen der Linse wende ich mich wieder zur Beschreibung ihres feineren Baues. Da aber dieser in den einzelnen Ordnungen der Reptilien, namentlich was das Verhalten des Epithels betrifft, ungemein große und tiefgreifende Verschiedenheiten aufweist, so geht es nicht gut an, eine einheitliche Beschreibung zu geben und ich werde daher die einzelnen Gruppen getrennt besprechen.

Ich beginne mit der Beschreibung des Linsenepithels des Alligators. Von abgelösten Epithelfetzen der Alligatorlinse erhält man Bilder, welche in hohem Grade an die früher beschriebenen Bilder der Froschlinse erinnern. Ich habe es daher unterlassen, eine Abbildung davon zu geben. Das Epithel ist wieder in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten, die Zellareale am größten und die Kerne sind demnach hier am weitesten von einander entfernt. Gegen den Äquator wird das Epithel dicker, die Zellen nehmen allmählich Cylinderform an und setzen schließlich eine Bildung zusammen, ähnlich jener, welcher wir am Äquator der Batrachierlinse begegnet sind. Nur sind die Zellen beim Alligator sehr viel höher; während sie z. B. bei Rana esculenta, wo sie unter allen Batrachiern am höchsten sind, nur eine Höhe von 0,025 mm besitzen, messen sie beim Alligator 0,06 mm. — Es ist dies der Anfang eines Ringwulstes, wie wir ihn später in viel vollkommenerer Form bei den Sauriern antreffen werden.

Beim Frosch und der Kröte waren die Kerne der Cylinderzellen tief unten an der Linsenfaserseite der Zellen, die wir bekanntlich im Hinblick auf die Entwicklung der Linse als freie bezeichnen müssen, gelegen. Beim Alligator sind sie etwas von dieser Seite abgedrängt, aber immerhin liegen sie ihr noch näher, als der basalen. Sie sind ungemein dicht gestellt, finden daher nicht alle in gleicher Höhe Platz und enthalten ein sehr feinmaschiges Chromatingerüst. Die Zellgrenzen sind auf Meridionalschnitten überaus scharf und man erkennt leicht, dass die Zellen so gebogen sind, dass sie ihre Konkavität nach hinten kehren. Gegen die Epithelgrenze nehmen sie eine schiefe Stellung an und gehen schließlich in die Linsenfasern über. An einigen Epithelfetzen konnte ich mich überzeugen, dass sich die Zellen hier ganz ähnlich, wie bei den Selachiern und Amphibien zu meridionalen Reihen zusammenordnen; jedoch bin ich nicht im Stande zu sagen, wie viele Zellen hier zu einer solchen Reihe zusammentreten. Die Epithelgrenze liegt beim Alligator dicht hinter dem Äquator.

Ganz ähnlich wie beim Alligator verhält sich das Epithel auch bei den Schildkröten; nur ist es an der ganzen Vorderfläche erheblich höher. Bei Emys europaea beträgt seine Höhe in der Nähe des vorderen Poles 0,01 mm, am Ringwulst 0,04 mm; die Differenz ist also geringer als bei den anuren Amphibien. Nichtsdestoweniger ist der Ringwulst erheblich besser entwickelt als die damit vergleichbare Bildung der Amphibien. Die Kerne der Zellen liegen stets in der

Nähe der Linsenfaserseite derselben; sie enthalten ein zartes Gerüst, dessen Balken am Ringwulst der Mehrzahl nach quer verlaufen, so dass die Kerne dadurch mehr oder weniger quergestreift erscheinen. — Einen Schnitt durch den Ringwulst und die Kernzone von Emys habe ich auf Taf. XII, Fig. 3 bei schwacher Vergrößerung abgebildet; einzelne Zellen des Ringwulstes sind in Fig. 8 bei starker Vergrößerung zu sehen. Auch bei Emys sind, wie beim Alligator, die Zellen so gebogen, dass sie ihre Konkavität nach hinten kehren. Die Epithelgrenze liegt hier genau am Äquator.

Testudo graeca zeigt ganz ähnliche Verhältnisse. Bei einem jungen, 9 oder 10 cm langen Exemplar betrug die Dicke des Epithels in der Mitte der Vorderfläche 0,01 mm, am Ringwulst 0,07 mm; bei einem erwachsenen, 16,5 cm langen Exemplar dort 0,007, hier 0,11 mm. Es hatte also die Dicke am vorderen Pol abgenommen, am Ringwulst zugenommen. Die Zellen des Ringwulstes waren bei dem erwachsenen Exemplar gerade gestreckt; nur in seiner vorderen Hälfte zeigten sie eine leichte Biegung mit nach hinten gerichteter Konvexität. Lage und Aussehen der Kerne waren die gleichen, wie bei Emys. Dagegen lagen bei dem jungen Exemplar die Kerne der Mehrzahl nach etwa in halber Höhe der Zellen.

An einer Äquatorialschnittserie durch eine Linse von Emys, welche sammt dem Ciliarkörper geschnitten war, konnte ich ein eigenthümliches Verhalten des Ringwulstes beobachten, das mir von einiger Wichtigkeit zu sein scheint. Jedem Ciliarfortsatz entsprechend fand sich nämlich an der Oberfläche des Ringwulstes ein seichter, aber ganz deutlicher Eindruck und die Zellen des Ringwulstes waren so gestellt, dass sie mit ihren unteren Enden gegen die Zwischenräume zwischen den einzelnen Ciliarfortsätzen konvergirten.

Die Linsen von Hatteria, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, stammten von einem alten Spiritusexemplar und waren sehr schlecht erhalten. Ich kann daher über sie nur sehr wenig berichten. Das Epithel war bis auf unförmliche Reste vollkommen zerstört; aber ich glaube doch, aus diesen Resten den Schluss ziehen zu dürfen, dass auch bei Hatteria ein Ringwulst vorhanden ist.

Der Gecko schließt sich in dem Verhalten des Linsenepithels viel inniger an die Krokodile und Schildkröten, als an die höher stehenden Saurier an. Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche ungemein dünn, kaum 0,005 mm dick, wird dann gegen die Peripherie ganz allmählich höher und erreicht am Ringwulst eine Höhe von 0,062 mm. Es ist also hier mehr als zwölfmal so hoch als am

vorderen Linsenpol. Einige Zellen des Ringwulstes sind auf Taf. XII, Fig. 7 bei starker Vergrößerung wiedergegeben. Mit der Höhe der Zellen nimmt ihre Breite allmählich ab; die Zellareale werden also vom vorderen Linsenpol gegen den Ringwulst kleiner. Die Kerne, die in meinen Präparaten, vielleicht in Folge der nicht sehr gelungenen Konservirung, gelappt erscheinen, liegen in allen Zellen, mit Ausnahme der ganz flachen, ziemlich dicht an der Linsenfaserseite; nur ab und zu macht ein Kern davon eine Ausnahme. Die Zellen des Ringwulstes sind, wenigstens zum Theil, mäßig nach hinten gebogen, kehren also ihre Konkavität nach vorn. An der hinteren Grenze des Ringwulstes stellen sie sich schief. Die Epithelgrenze entspricht ziemlich genau dem Äquator. Wie ich an einem Tangentialschnitt sehe, ordnen sich hier die Zellen zu meridionalen Reihen. Ich bin aber nicht im Stande, darüber etwas Genaueres mitzutheilen.

Alle anderen Saurier zeichnen sich durch einen mächtigen Ringwulst aus; aber die einzelnen Familien und Arten zeigen hierin nicht unerhebliche Verschiedenheiten. Was zunächst die Eidechsen betrifft, so bietet das Epithel bei den vier untersuchten Arten folgende Eigenthümlichkeiten. Wie bei allen bisher untersuchten Formen ist es in der Mitte der Vorderfläche, nahe dem vorderen Linsenpol, am dünnsten; die Zellen sind hier so flach, dass ihre Dicke kaum mit Sicherheit zu messen ist. Ich schätze sie auf 0,0008 bis 0,001 mm. Die Dickenzunahme erfolgt, wenn auch allmählich, so doch sehr rasch, so dass die Höhe der Zellen z. B. bei einer Lacerta viridis in einer Entfernung von etwa 0,5 mm vom Pol bereits 0,015 mm und noch etwas weiter außen schon 0,03 mm beträgt. Bei mäßig weiter Pupille, also ungefähr von einem Durchmesser von 1,25 mm, ist dieses Epithel noch unbedeckt. — Nun wachsen die Zellen sehr rasch in die Höhe und bauen dadurch allmählich den Ringwulst auf. Dieser erreicht bei allen Arten etwas vor dem Äquator seine größte Höhe; er ist also der Linse nicht direkt von außen her aufgesetzt, sondern von außen und vorn. Nachdem der Ringwulst seine größte Dicke erreicht hat, nehmen die Zellen wieder an Höhe ab und diese Abnahme schreitet kontinuirlich bis zur Epithelgrenze fort. Wie mir scheint, erfolgt die Abnahme etwas rascher, als die Zunahme; groß ist aber der Unterschied nicht. Alle geschilderten Eigenthümlichkeiten sind an Fig. 2, Taf. XII, welche den Ringwulst von Lacerta viridis bei schwacher Vergrößerung zeigt, gut sichtbar. Ein Vergleich mit Fig. 3, welche den Ringwulst der Teichschildkröte bei derselben

Vergrößerung zeigt, lehrt die große Verschiedenheit zwischen beiden kennen.

Bevor ich aber auf die Beschreibung des feineren Baues des Ringwulstes eingehe, will ich noch das Verhalten der Zellen an der Epithelgrenze besprechen. Es gelingt ziemlich leicht, sich gute Präparate von der Epithelgrenze zu verschaffen. Man braucht bloß eine gehärtete und gefärbte Linse aus Alkohol auf kurze Zeit in Wasser zu legen, um den Ringwulst mit einer Nadel oder feinen Pincette von den Linsenfasern abheben zu können. Ist das Präparat gut gelungen, so grenzt es sich nach hinten mit einer scharfen, geraden Linie ab. Ich habe solche Präparate von Lacerta viridis und muralis angefertigt und von beiden die gleichen Bilder erhalten; ein Präparat von der erstgenannten Art ist der Fig. 1, Taf. XII zu Grunde gelegt. Nach links zu sind die Zellen noch unregelmäßig polygonal, wobei ganz besonders häufig dreieckige Formen vorkommen. Dann aber, in der Mitte des Bildes, ordnen sie sich rasch zu meridionalen Reihen, indem sie zugleich sehr breit und flach werden. Ihr Dickendurchmesser oder, richtiger, der Durchmesser in der Richtung des Meridians beträgt kaum den fünften Theil des Durchmessers in querer oder äquatorialer Richtung. Trotz der principiellen Übereinstimmung dieses Bildes mit dem der Amphibien springt doch der Unterschied zwischen beiden sofort in die Augen. Bei den Amphibien sind äquatorialer und meridionaler Durchmesser der Zellen an der Epithelgrenze ungefähr gleich groß, bei den Eidechsen aber außerordentlich verschieden. Wie viele Zellen zur Bildung einer meridionalen Reihe zusammentreten, ist schwer zu sagen; an dem abgebildeten Stück sind acht bis zehn zu sehen. Aber es ist zu bedenken, dass sich zuletzt die Zellgrenzen sehr schief stellen, so dass sie von der Oberfläche nicht oder nicht mehr deutlich zu sehen sind. Ferner kommt noch in Betracht, dass, wie wir noch an Schnitten kennen lernen werden, die Zellkerne rasch tiefer rücken, so dass es bei der Untersuchung eines Präparates von der Oberfläche her sehr schwer, wenn nicht geradezu unmöglich wird, zu sagen, wie die Kerne auf einander folgen. Übrigens ist die Frage nach der Zahl der Zellen einer meridionalen Reihe nur von nebensächlicher Bedeutung; das Wichtigste ist, dass auch bei den Sauriern an der Epithelgrenze eine Zone meridionaler Reihen nachzuweisen ist.

Die Zellkerne stehen in diesen Reihen ziemlich unregelmäßig hinter einander; wenn sie auch zuweilen in einer Reihe regelmäßig

alterniren, so lässt sich doch oft in der benachbarten keinerlei Gesetzmäßigkeit erkennen.

Die Epithelgrenze liegt bei den Eidechsen stets ziemlich weit hinter dem Äquator.

Der Ringwulst besteht aus Fasern, die nach dem Gesagten nichts Anderes sind, als verlängerte Epithelzellen. Die Fasern sind mehr oder weniger radiär gestellt und man hat sie daher bekanntlich auch als Radiärfasern bezeichnet. Sie besitzen nicht durchwegs den gleichen Bau. Am vorderen und hinteren Ende des Ringwulstes sind sie einfacher gebaut, als in der Mitte. Vorn, wo sich der Ringwulst in das gewöhnliche Epithel fortsetzt, sind sie meistens mehr gerade gestreckt und, wenn sich auch schon ein Unterschied zwischen freier und basaler Seite erkennen lässt, so ist derselbe doch noch gering; hinten, also in der Nähe der Epithelgrenze, sind die Fasern etwas dicker und sehr gewöhnlich so gebogen, dass sie ihre Konkavität nach vorn kehren; der Unterschied zwischen freier und basaler Seite ist hier deutlicher als vorn. In der Mitte, dort also, wo der Ringwulst den höchsten Grad seiner Ausbildung erfährt, sind die Fasern gleichfalls gewöhnlich so gekrümmt, dass die Konkavität nach vorn sieht; jedoch trifft man auch Stellen, wo die Fasern mehr S-förmig gebogen sind, oder aber gar keine deutliche Krümmung erkennen lassen.

Die Zellkerne liegen stets dem äußeren oder Kapselende der Fasern, also der basalen Seite der Zellen, näher als dem inneren. Sie entfernen sich vom vorderen Ende des Ringwulstes an immer mehr von der Oberfläche, sind in der Mitte des Ringwulstes am tiefsten gelegen und nähern sich gegen das Hinterende wieder mehr der Oberfläche. Sie bilden also auf einem Meridionalschnitt einen Bogen (vgl. Fig. 2, Taf. XII), der nicht genau der Oberfläche parallel läuft. In der Mitte des Ringwulstes liegen sie ungefähr an der Grenze zwischen äußerem und mittlerem Drittel, oder auch zwischen erstem und zweitem Viertel der Fasern. Sie haben indessen nicht durchwegs die gleiche Lage (vgl. Fig. 2, 4, 5 u. 6); manchmal entfernt sich ein Kern etwas weiter von der Oberfläche und kommt in halbe Höhe des Ringwulstes zu liegen; ja es kann sogar vorkommen, dass er der inneren Fläche näher liegt als der äußeren. Jedoch sind das nur seltene Ausnahmen.

Die Kerne sind fast ausnahmslos kugelig, färben sich mit Hämatoxylin oder Kochenillealaun weniger intensiv als die Kerne des niedrigen Epithels der Vorderfläche und die Kerne der eigentlichen

Linsenfasern, und enthalten ein zartes Gerüst mit einzelnen nucleolenartigen Verdickungen.

Wie namentlich die Untersuchung des Ringwulstes von Lacerta muralis und faraglionensis ergiebt, reicht jede Faser von der äußeren bis zur inneren Oberfläche desselben, und es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass der Ringwulst einem einschichtigen Epithel gleichzusetzen ist. Eben so wenig kann es zweifelhaft sein, dass jede Faser nur einen einzigen Kern enthält.

Das Protoplasma der Fasern färbt sich außen stets dunkler als innen, ein Umstand, der allein schon für eine polare Differenzirung der Fasern spricht. Zuweilen färbt sich eine einzelne Faser dunkler als die unmittelbar benachbarten. Die Intensität der Färbung nimmt von außen gegen den Kern rasch ab; unterhalb des Kerns wird aber das Protoplasma wieder dichter und tingirt sich wieder stärker, um weiter nach unten abermals rasch zu verblassen (vgl. Fig. 4 u. 5). — Der innere, vom Kern bis zu den eigentlichen Linsenfasern reichende Abschnitt der Fasern zeigt bei den verschiedenen Eidechsenarten einen verschieden hohen Grad der Differenzirung. Am einfachsten ist er bei Lacerta muralis beschaffen. Ich habe einige Fasern aus der Mitte des Ringwulstes dieser Eidechse in Fig. 6 abgebildet. Man bemerkt, dass das Gefüge des Protoplasmas nach unten lockerer wird, dass es sich in dünne Balken oder zarte Fäden auflöst, welche helle Räume umschließen, die augenscheinlich von einer klaren, homogenen Substanz erfüllt sind. Gar nicht selten sind diese Enden kolbenförmig angeschwollen, oder sie können auch, wiewohl selten, abwechselnd dünner und dicker werden.

Dem unteren Ende der Fasern sitzt sehr häufig, manchmal ganz allgemein, ein kleines kugeliges Gebilde auf, das ganz den Eindruck eines Sekrettropfens macht und in seinem hellen, vollkommen wasserklaren Inhalt eine größere oder geringere Menge von Körnchen enthalten kann. Diese Tropfen sind sehr oft durch eine scharfe Linie von der eigentlichen Faser abgegrenzt.

Alle diese Eigenthümlichkeiten sind bei Lacerta faraglionensis noch weiter ausgebildet als bei Lacerta muralis. Hier sind die Fasern in der Mitte des Ringwulstes ausnahmslos kolbig angeschwollen oder von Stelle zu Stelle spindelförmig aufgetrieben. Die Auftreibungen wechseln mit dünneren Stellen oder Vertiefungen ab, in die sich die Kolben oder Spindeln benachbarter Fasern legen. Auf diese Weise wird eine möglichst vollständige Raumerfüllung erzielt. An der Fig. 5, welche solche Fasern aus der Mitte des Ringwulstes der ge-

nannten Eidechse zeigt, sieht man überdies in der Mitte der Fasern einen dickeren Protoplasmastrang nach abwärts ziehen, von dem ungemein zarte Fäden auslaufen, die die Kolben oder Spindeln nach verschiedenen Richtungen durchsetzen. Dasselbe gilt auch von den Ringwulstfasern von Lacerta agilis und viridis. Von der letzteren Art sind einige Fasern in Fig. 4 abgebildet; sie stammen aber nicht aus der dicksten Stelle des Wulstes. Die spindelförmigen Anschwellungen beginnen hier schon in geringer Entfernung vom Kern; dann können schmächtigere Stellen folgen, darauf abermals Auftreibungen, die schließlich in die Endkolben übergehen. Die Fasern sind außerordentlich innig durch einander geschoben, und darauf ist es wohl zu beziehen, dass man ihre Kontouren nicht kontinuirlich über die ganze Länge derselben verfolgen kann. Wie bei Lacerta faraglionensis zeigt auch bei Lacerta viridis der ganze centrale Theil des Ringwulstes in Folge des geschilderten Baues seiner Fasern ein eigenthümlich blasiges Aussehen.

Einen weiteren Einblick in den feineren Bau der Ringwulstfasern erhält man durch die Untersuchung von Querschnitten derselben, wie man solche auf Tangentialschnitten durch den Äquator einer Linse bekommt. Drei solche Schnitte durch den Ringwulst von Lacerta agilis sind auf Taf. XII, Fig. 13 *a*—*c* abgebildet. Der erste (Fig. 13 *a*) ist (bei einer Schnittdicke von 0,0075 mm) der vierte aus einer solchen Serie. Die Zellen sind sehr scharf und durch dicke Wände von einander abgegrenzt, so dass das Bild einige Ähnlichkeit mit dem eines pflanzlichen Gewebes erhält. Die Querschnitte der Fasern stellen zumeist unregelmäßige, fünf- oder sechseckige Felder dar, in denen man ab und zu einen Zellkern trifft; in den übrigen bemerkt man in der Mitte oder ungefähr in der Mitte eine derbere Protoplasma-Anhäufung, die von groben Körnchen durchsetzt ist, und von welcher zarte, gleichfalls von Körnchen durchsetzte Balken ausgehen, die radiär gegen die Peripherie ziehen. Der zweite Schnitt (Fig. 13 *b*) ist der achte der Serie; er zeigt keine Kerne mehr, sondern lediglich die erwähnten polygonalen Felder mit centraler Protoplasmaanhäufung und radiären Ausläufern. Der dritte Schnitt (Fig. 13 *c*) ist der 16. der Serie und trifft schon die Fasern nahe ihrem unteren Ende. Statt der polygonalen Felder sieht man hier kreisrunde oder ovale, durch helle Zwischenräume von einander getrennte und durch relativ dünne Wände nach außen abgeschlossene Gebilde, in denen aber die Anordnung des Protoplasmas noch wesentlich dieselbe ist, wie auf den früheren Schnitten. Die Bilder sind leicht verständlich,

wenn man sich die Verhältnisse vergegenwärtigt, die man auf Meridionalschnitten beobachtet (vgl. Fig. 4). Es wurde oben erwähnt, dass man gewöhnlich in der Mitte der Fasern einen derberen Strang verlaufen sieht, von dem feinere Fäden nach der Peripherie ziehen. Dieser derbere Strang ist auf den Schnitten der Fig. 13 *a*—*c* als centrale Protoplasmamasse zu sehen. Was das Bild der Fig. 13 *c* betrifft, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir die großen Kreise auf kolbige oder spindelförmige Anschwellungen, die kleinen Kreise und Ellipsen dagegen auf schmächtigere Stellen der Fasern zu beziehen haben, wie solche mit jenen Anschwellungen abwechseln.

Die Dicke des Ringwulstes ist bei den einzelnen Eidechsenarten verschieden. Bei Lacerta muralis beträgt sie 0,16 mm, bei Lacerta faraglionensis 0,224 mm, bei Lacerta agilis 0,23 mm und bei Lacerta viridis 0,25 mm. Sie ist also bei der kleinsten Form am kleinsten, bei der größten am größten.

Sehr merkwürdig verhalten sich in Beziehung auf den Bau des Ringwulstes die mit den Eidechsen verwandten fußlosen oder stummelfüßigen Formen, wie die Blindschleiche (Anguis fragilis), die Walzeneidechse (Gongylus ocellatus) und der Scheltopusik (Pseudopus Pallasii). Am einfachsten ist der Ringwulst der Blindschleiche gebaut. Seine Fasern sind verhältnismäßig kurz und die Kerne derselben liegen dem inneren Ende näher als dem äußeren; auch stehen sie lange nicht so dicht, wie bei den Eidechsen, was damit zusammenhängt, dass die Fasern relativ breit sind. Der äußere Abschnitt der Fasern ist also hier länger als der innere. Dieser zeigt auch nie die eigenthümliche blasige Beschaffenheit, welche die Ringwulstfasern der Eidechsen charakterisirt. Dadurch nähert sich das Bild etwas dem der tiefer stehenden Reptilien, und man darf vielleicht sagen, dass der Ringwulst der Blindschleiche im Vergleich mit dem der Eidechsen einen rudimentären Charakter zur Schau trägt. — Dem inneren Ende der Fasern sitzen, namentlich gegen die hintere Grenze des Ringwulstes, wieder jene eigenthümlichen Gebilde auf, von denen früher gesagt wurde, dass sie eine gewisse Ähnlichkeit mit den Sekrettropfen von Drüsenzellen besitzen. Nur sind dieselben bei der Blindschleiche weniger kugelig als vielmehr in die Länge gestreckt, und zugleich, wie übrigens meistens auch bei den Eidechsen, durch eine scharfe Linie vom inneren Faserende abgesetzt. Dadurch bekommt es den Anschein, als ob der centrale Abschnitt der Fasern in zwei Theile gegliedert wäre.

Wie bei den bisher betrachteten Formen ist auch bei der Blindschleiche der Ringwulst schief von außen und vorn her auf die Linsenfasermasse aufgesetzt, und dies bringt es mit sich, dass es auf Äquatorialschnitten zuweilen aussieht, als ob die Kerne des Ringwulstes nicht in der Nähe des unteren Endes, sondern vielmehr in der Mitte der Fasern lägen. Wie bei den Eidechsen sind auch bei der Blindschleiche die Fasern so gebogen, dass sie ihre Konkavität nach vorn kehren. — Die Dicke des Ringwulstes beträgt 0,08 mm.

Viel besser ist der Ringwulst bei Gongylus ocellatus entwickelt. Seine Fasern sind nicht bloß erheblich länger als bei der Blindschleiche, sondern — und dies springt bei der Untersuchung der Präparate zunächst in die Augen — es liegen auch die Kerne der Fasern sehr weit außen, zum Theil fast dicht unter der Kapsel, so dass also der innere Abschnitt der Fasern ungleich länger ist als der äußere. Übrigens stehen auch hier nicht alle Kerne in gleicher Höhe, und es kommt hier häufiger als sonst vor, dass einzelne Kerne sehr weit aus der Reihe ihrer Genossen heraustreten. Trotz der großen Länge des inneren Abschnittes der Fasern ist derselbe aber doch bei Weitem nicht so hoch differenzirt als bei den Eidechsen; man kann vielmehr nur eine Andeutung jener blasigen Bildungen erkennen, welche für den Ringwulst der Eidechsen so charakteristisch sind. — Die Dicke des Ringwulstes beträgt bei Gongylus 0,13 mm.

Ein höchst interessantes Verhalten zeigt der Ringwulst des Scheltopusik. Ich habe ein Stück desselben auf Taf. XII, Fig. 10 abgebildet. Der Ringwulst zeichnet sich hier durch die überaus zahlreichen blasigen oder kolben- und spindelförmigen Anschwellungen der Fasern aus, die durch die ganze Dicke des Ringwulstes ziemlich gleichmäßig vertheilt sind. Es kann hier eine Faser schon unmittelbar unter der Kapsel oder in sehr geringer Entfernung davon mit einer Anschwellung beginnen; aus einer solchen Anschwellung setzt sie sich dann gewöhnlich als ein sehr dünner, dem Anscheine nach sehr kompakter Strang weiter nach abwärts fort, schwillt dann noch ein zweites oder selbst ein drittes Mal an und geht schließlich in einen langen, schmalen Kolben über, der bis an die Unterfläche des Ringwulstes reicht. Es ist mir übrigens nie gelungen, eine einzelne Faser auch wirklich vom einen bis zum anderen Ende zu verfolgen. Ich habe mir damit viel Mühe gegeben und unter Anderem auch eine Serie ziemlich dicker Schnitte hergestellt, die in Glycerin aufgehellt wurde. Aber auch dabei habe ich nicht mehr erfahren, als an den in gewöhnlicher Weise in Dammarlack eingeschlossenen

Schnitten. Nichtsdestoweniger halte ich es für überaus wahrscheinlich, dass auch hier jede Faser von der äußeren bis zur inneren Fläche des Ringwulstes reicht. Ich schließe dies nicht bloß aus der Analogie mit dem Verhalten der anderen Saurier und nicht bloß daraus, dass auch beim Scheltopusik am Anfang und Ende des Ringwulstes zweifellos jede Faser die beiden Oberflächen erreicht, sondern namentlich daraus, dass die Zahl der Kerne im Allgemeinen sehr gut mit der Zahl der Faserenden an der äußeren Oberfläche übereinstimmt. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass auch hier jede Faser nur einen einzigen Kern enthält. Die Kerne sind beim Scheltopusik viel mehr im Ringwulst zerstreut als bei den anderen Sauriern. Sie sind auch hier der Mehrzahl nach kugelig oder mäßig oval, und liegen theils in den spindelförmigen Anschwellungen, theils, wiewohl seltener, in den strangförmigen Einziehungen der Fasern.

Die Anschwellungen haben im Wesentlichen denselben Bau, wie bei den übrigen Sauriern. Auch hier findet man ein feines Gerüst von Fäden, die nach allen Richtungen die Fasern durchsetzen. Ungemein reich sind die Fasern an Körnchen, die, wie es scheint, zum großen Theil an oder in den Fäden des Gerüstes sitzen. — Die Dicke des Ringwulstes beträgt 0,31 mm.

Weitaus den mächtigsten Ringwulst unter allen von mir untersuchten Sauriern besitzt das Chamäleon. Derselbe unterscheidet sich zunächst schon dadurch von dem aller anderen Saurier, dass er erst hinter dem Äquator seine größte Dicke erreicht; diese beträgt 0,58 mm. Von da nimmt seine Dicke nach vorn sehr langsam, nach hinten sehr rasch ab. Im feineren Bau hält der Ringwulst ungefähr die Mitte zwischen dem der Eidechsen und dem des Scheltopusik. Wie hier, beginnt ein Theil der Fasern schon dicht unter der Kapsel mit einer spindelförmigen Anschwellung, während die übrigen ungefähr so aussehen, wie bei den Eidechsen. Am unteren Ende gehen die Fasern in mächtige Kolben über, welche eine eigenartig glasige Beschaffenheit besitzen. Im Übrigen erscheint der größte Theil der Fasern bei schwacher Vergrößerung ungemein fein granulirt, bei starker aber von einem äußerst zarten Fadenwerk durchsetzt. — Eine Stelle des Ringwulstes ist durch die Anordnung und Krümmung der Fasern besonders ausgezeichnet. Es ist das die Stelle, an welcher die vordere, fast plane Fläche der Linse nach hinten umbiegt (vgl. Textfig. 28 u. 34). Gegen diese Stelle konvergiren die äußeren Enden der Fasern von vorn und von hinten, und die Fasern, die noch der vorderen Linsenfläche angehören, sind hier in sehr dünne, lange Fortsätze ausgezogen.

Die Fasern besitzen hier eine fast ganz homogene Beschaffenheit und färben sich an den basalen Enden sehr intensiv mit Hämatoxylin.

Weitere Aufschlüsse über das Verhalten der Ringwulstfasern bekommt man durch die Untersuchung von Äquatorialschnitten. An solchen sieht man, dass sich die Fasern mit ihren kolbigen, unteren Enden von Stelle zu Stelle, und zwar wie es scheint, in regelmäßigen Abständen, gegen einander kehren, so dass es zur Bildung von eigenthümlichen Wirbeln kommt, ähnlich denen, welchen wir bei den Vögeln in viel ausgesprochenerem Grade begegnen werden, woselbst diese Erscheinung auch eine eingehendere Beachtung finden soll.

Die im Vorhergehenden mitgetheilten Werthe für die Dicke des Ringwulstes geben nur eine ganz ungenügende Vorstellung seiner Mächtigkeit. Eine bessere Vorstellung erhält man, wenn man die relativen Werthe berechnet. Ich bin dabei in der Weise vorgegangen, dass ich die Dicke des Ringwulstes auf einen Äquatorialdurchmesser von 100 berechnete. Da ich aber die Dicke des Ringwulstes nur an den Schnitten messen konnte, beim Einbetten der Präparate in Paraffin aber immer eine ziemlich beträchtliche Schrumpfung eintritt, so musste ich die Äquatorialdurchmesser noch einmal an den Schnitten messen. Dabei erhielt ich folgende Zahlen:

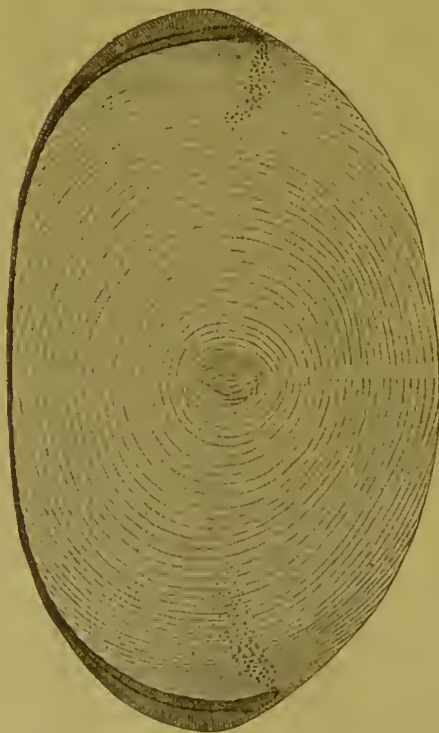
	Dicke des Ringwulstes in mm		Äquat. Durchm. in mm		Verhältnis		
Alligator mississipiensis	0,06	:	3,60	=	1,66	:	100
Emys europaea	0,04	:	2,22	=	1,80	:	100
Testudo graeca	0,11	:	2,22	=	4,95	:	100
Platydactylus mauritan.	0,062	:	3,03	=	2,04	:	100
Lacerta viridis	0,25	:	2,54	=	9,84	:	100
» faraglionensis .	0,224	:	1,97	=	11,37	:	100
» agilis.	0,23	:	1,80	=	12,77	:	100
» muralis.	0,16	:	1,87	=	8,55	:	100
Pseudopus Pallasii . . .	0,31	:	3,02	=	10,26	:	100
Gongylus ocellatus . . .	0,13	:	1,76	=	7,38	:	100
Anguis fragilis	0,08	:	1,20	=	6,66	:	100
Chamaeleo vulgaris. . .	0,58	:	3,20	=	18,12	:	100

Aber auch diese Berechnung giebt noch keine ganz brauchbare Vorstellung von der relativen Mächtigkeit des Ringwulstes. Denn es ist klar, dass sich derselbe bei gleicher Dicke über eine größere oder kleinere Fläche ausbreiten und daher auch einen größeren oder

geringeren Antheil an dem Aufbau der ganzen Linse nehmen kann. Ich habe daher ein Verfahren eingeschlagen, welches in früherer Zeit die praktischen Geometer benutzten, um den Flächeninhalt schwer zu berechnender Areale zu bestimmen, ein Verfahren, das dann bekanntlich von AL. v. HUMBOLDT angewendet wurde, um die Vertheilung von Wasser und Land auf der Erde zu ermitteln, und das später auch vielfach von den Physiologen in Anwendung gezogen wurde. Ich habe von jeder Linse einen Meridionalschnitt, der möglichst genau durch die Achse ging, auf einen Karton gezeichnet und in die Skizze den Ringwulst eingetragen; dann habe ich die Zeichnung ausgeschnitten und zuerst im Ganzen, dann den Ringwulst für sich gewogen. Aus den gefundenen Gewichten habe ich das Verhältnis des Ringwulstes zu der ganzen Linse berechnet. Dasselbe stellte sich folgendermaßen:

Verhältnis des Ringwulstes zur ganzen Linse auf dem Meridionalschnitt:

Emys europaea	1,80	:	100
Testudo graeca	4,94	:	100
Lacerta viridis	12,88	:	100
» agilis	13,93	:	100
Pseudopus Pallasii	14,28	:	100
Gongylus ocellatus	10,81	:	100
Anguis fragilis ungef.	7,9	:	100
Chamaeleo vulgaris	33,73	:	100


Textfig. 32.
Linse von Testudo graeca.

Das heißt also: Auf einem Meridionalschnitt beträgt der Ringwulst bei Emys europaea $^1/_{55}$ der ganzen Linse, bei Testudo graeca $^1/_{20}$, bei Anguis fragilis ungefähr $^1/_{11}$, bei Gongylus ocellatus ungefähr $^1/_9$, bei Lacerta viridis nicht ganz $^1/_8$, bei Lacerta agilis und Pseudopus Pallasii etwa $^1/_7$ und beim Chamäleon $^1/_3$.

Eine gute Vorstellung von der verschiedenen Mächtigkeit des Ringwulstes der Reptilien geben auch die beifolgenden Skizzen, welche Meridionalschnitte durch die Linsen von Testudo graeca

(Textfig. 32), Lacerta viridis (Textfig. 33) und Chamaeleo vulgaris (Textfig. 34) zur Anschauung bringen. Ich bemerke dazu, dass das Epithel in der Nähe des vorderen Linsenpoles zu dick gezeichnet ist, und dass, was sich eigentlich von selbst versteht, die Linien nicht einzelne Fasern, sondern nur den Verlauf derselben zur Darstellung bringen sollen.

Die Linse der Schlangen unterscheidet sich von der aller anderen Reptilien durch den gänzlichen Mangel eines Ringwulstes. Obwohl sich aber hierin alle Schlangen ganz gleich verhalten, scheiden sie sich doch nach der Beschaffenheit des Linsenepithels wieder in zwei sehr differente Gruppen. Die eine wird durch die kleinäugige Rollschlange (Eryx jaculus) repräsentirt, die andere durch die Nattern (Colubridae) und Vipern (Viperidae).

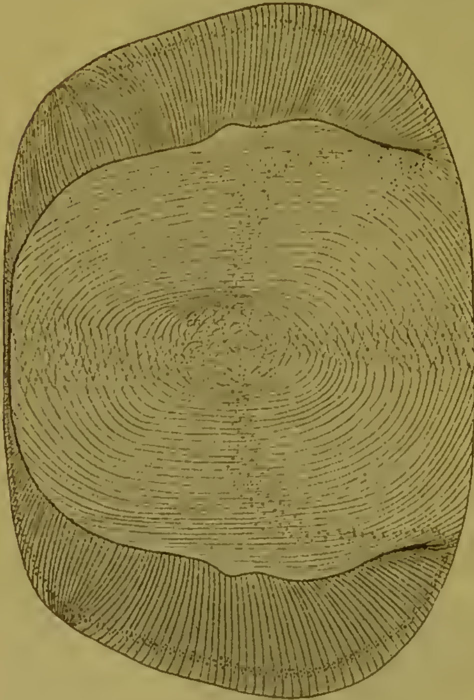


Textfig. 33.
Linse von Lacerta viridis.

Bei Eryx jaculus verhält sich das Epithel wesentlich so, wie bei den urodelen Amphibien; in der Mitte der Vorderfläche ist es ungemein dünn, etwa 0,001 mm dick, also nicht dicker als bei den Eidechsen. Erst gegen die Peripherie wird es allmählich dicker und am Äquator oder vielleicht schon etwas vor demselben erreicht es seine größte Dicke; aber auch diese beträgt nur 0,009 mm, ist also nicht den vierten Theil so groß, als bei Emys europaea, wo wir das niedrigste Epithel unter allen Reptilien angetroffen haben; ja sie ist nicht einmal so groß, wie beim Axolotl. Wenn ich den Äquatorialdurchmesser auf 100 ansetze, so würde die relative Dicke 0,75 betragen, also noch tief unter der des

Alligators stehen. Von einem Ringwulst oder auch nur einer Andeutung eines solchen kann also hier nicht die Rede sein.

Ganz anders ist es bei den Nattern und Vipern. Hier ist das Epithel gerade dort am dicksten, wo es sonst am dünnsten ist: in der Mitte der Vorderfläche. Es hat hier bei der Zornnatter (Zamenis viridiflavus) eine Höhe von 0,12 mm, bei der Ringelnatter (Tropidonotus natrix) eine solche von 0,1 mm, bei der von mir untersuchten Ringelnattervarietät (Tropidonotus sparsus) eine solche von 0,115 mm und bei Vipera aspis eine solche von 0,036 mm. Auf eine Achse von 100 berechnet, würde das bei Zamenis 5,21, bei der Viper 2,81 ergeben. Es ist daher klar, dass die Kugelform der Linse dieser Schlangen nur zum allergeringsten Theil auf Rechnung dieser Epithelformation gesetzt werden kann, dass sie vielmehr in erster Linie auf der Form der Linsenfasermasse selbst beruhen muss.



Textfig. 34.
Linse von Chamaeleo vulgaris.

Im Detail verhält sich das Epithel der Nattern folgendermaßen: Von der Mitte der Vorderfläche an wird es ganz langsam gegen den Äquator und darüber hinaus niedriger und bildet sich erst, wenn es auf eine Höhe von 0,014—0,015 mm herabgesunken ist, in die Linsenfasern um. Die Zellen sind am vorderen Linsenpol und in seiner Umgebung sehr schlanke Cylinderzellen (Fig. 14, Taf. XII), deren Höhe die Breite um das Zehn- bis Zwölffache übertrifft. Am Äquator sind sie kurz prismatisch und ihre Höhe übertrifft die Breite nur etwa um ein Drittel. Die Kerne sind durchwegs kugelig, passen sich also der Form der Zellen nicht an und liegen am Äquator und in der Peripherie der Vorderfläche dicht unter der Kapsel, also tief an der basalen Seite. Gegen die Mitte der Vorderfläche rücken sie allmählich gegen die freie Seite und können sogar in der Nähe des

vorderen Poles dieser näher, als der basalen liegen. Auch liegen sie hier nicht in einer Reihe, wie am Äquator, sondern entfernen sich bald mehr, bald weniger weit von der Oberfläche (Fig. 14). Der Zellleib ist nach den Seiten sehr scharf begrenzt, ohne dass eine Membran vorhanden wäre. In der Umgebung des Poles sind die Cylinderzellen ungemein mannigfaltig geformt; man trifft spindel- oder flaschenförmige, oder auch ganz unregelmäßig gestaltete Elemente bunt durch einander. Bei der Konservirung entsteht zuweilen zwischen der Kapsel und dem Epithel in der Nähe des vorderen Linsenpoles ein Raum, der von einer klaren Flüssigkeit erfüllt ist, in der eine große Menge von Körnchen suspendirt sein kann. Diese Körnchen sind in der Regel in Reihen geordnet, die senkrecht gegen die Kapsel ziehen (vgl. Fig. 14). Dies ist gewiss nur eine Folge davon, dass sich das Epithel bei der Konservirung von der Kapsel zurückgezogen hat. — Das Protoplasma der Zellen färbt sich mit Hämatoxylin oder Kochenillealaun ziemlich gleichmäßig und sieht bei schwacher Vergrößerung fast ganz homogen aus; bei starker Vergrößerung kann man aber an ihm eine zarte Längsstreifung wahrnehmen.



Textfig. 35.
Linse von Zamenis viridiflavus.

Die von mir untersuchte Viper verhält sich in allen geschilderten Eigenthümlichkeiten fast genau eben so, abgesehen davon, dass, wie schon erwähnt, die Zellen am vorderen Linsenpol viel niedriger sind. Auch haben die Zellen hier viel weniger mannigfaltige Formen und ihre Kerne liegen fast ganz an der freien Seite. Aber schon in geringer Entfernung vom Pol rücken sie mehr in die Mitte und in der

Peripherie der Vorderfläche liegen sie, wie bei den Nattern, dicht unter der Kapsel.

An der Epithelgrenze sind die Zellen bei den Schlangen eben so, wie bei allen anderen Wirbelthieren, in meridionale Reihen geordnet; nur ähnelt das Bild mehr dem der Amphibien, als dem der Eidechsen.

Die Umbildung der Epithelzellen zu den Linsenfasern geht bei jenen Formen, welche einen wenig entwickelten Ringwulst besitzen, wie beim Alligator und den Schildkröten, sehr einfach vor sich. Wie dies gewöhnlich zu geschehen pflegt, nehmen die Zellen an der Epithelgrenze zunächst eine schiefe Stellung an und wachsen dann an ihrem inneren und bald darauf auch an ihrem äußeren Ende bandartig aus. Die Kernzone zeigt dabei beim Alligator ein etwas anderes Verhalten, als bei Emys. Beim Alligator zieht sie von der Epithelgrenze nur eine sehr kurze Strecke nach hinten, biegt dann nach vorn um und wendet sich schließlich in einem großen, nach vorn konkaven Bogen centralwärts. Bei Emys dagegen (Fig. 3) zieht sie zunächst dicht unter der Oberfläche der Linse sehr weit nach hinten, biegt dann in spitzem Winkel nach vorn um und wendet sich schließlich in der Gegend der Äquatorialebene allmählich tiefer. Bei Testudo endlich zieht sie gleich von der Epithelgrenze an in die Tiefe (Textfig. 32).

Bei den Formen mit mächtig entwickeltem Ringwulst, den Eidechsen und ihren Verwandten, erfährt die Umbildung der Epithelzellen zu den Linsenfasern eine interessante Modifikation. Zunächst erscheinen auf Meridionalschnitten die hintersten Zellen des Ringwulstes mehr oder weniger sichelförmig mit starker, nach vorn gerichteter Konkavität. Dann werden die Zellen mehr dreieckig, mit nach außen gerichteter, schmaler Basis und nach innen und vorn gerichteter Spitze. Dabei zieht sich die Spitze in einen Fortsatz aus, der sich unter den nächstvorderen Zellen nach vorn schiebt. So wachsen die Zellen mehr und mehr zu Fasern aus, die sich nun zunächst gerade strecken und schließlich eine mit der Konkavität nach abwärts sehende Krümmung erfahren. Die jüngsten Fasern sind dabei am Kapselende verdickt, so dass sie auf dem Schnitt eigentlich langgestreckten Dreiecken ähnlich sehen. — Alle diese Eigenthümlichkeiten sind auf dem Schnitt durch die Linse von Lacerta muralis, der auf Taf. XII, Fig. 12 bei 570facher Vergrößerung gezeichnet ist, sehr deutlich zu sehen. Das Protoplasma der Zellen und jungen Fasern erscheint ungemein fein granulirt. Die Kerne wenden sich

an der Epithelgrenze in die Tiefe, strecken sich dabei mehr und mehr in die Länge und werden schließlich ganz platt. Die Kernzone zieht ungefähr parallel mit der unteren Fläche des Ringwulstes (Fig. 2) nach vorn bis gegen den Äquator und wendet sich hier, indem sich die Kerne zerstreuen, in die Tiefe.

Wesentlich das gleiche Bild, wie von den Eidechsen, erhält man auch von der Blindschleiche und mit einer ganz geringfügigen Modifikation von Gongylus. Dagegen bietet der Scheltopusik ein etwas anderes Bild (Fig. 11). Hier sieht die Epithelgrenze fast wie umgekrämpelt aus und dadurch entsteht unter dem Hinterende des Ringwulstes ein ziemlich ansehnlicher Hohlraum, der mit einem grobkörnigen Gerinnsel erfüllt ist. Mit dieser Umkrämpelung des Randes hängt es wohl auch zusammen, dass man hier eine nicht unbeträchtliche Menge halbkreisförmig oder parabolisch gekrümmter Zellen oder junger Fasern findet. Auch mögen damit zum Theil die eigenthümlichen bauchig aufgetriebenen Zellformen, denen man hier begegnet, zusammenhängen. In mehreren der jungen Fasern dieser Figur, sowie auch der Fig. 12, vermisst man die Kerne; dies hat lediglich in der geringen Dicke der Schnitte (0,0075 mm) den Grund.

Das Chamäleon zeigt in dem geschilderten Verhalten eine große Ähnlichkeit mit dem Scheltopusik; nur zeichnen sich die Zellen und jungen Fasern hier durch eine ganz besondere Größe und Massigkeit aus.

Die Schlangen verhalten sich in Beziehung auf die Art der Umbildung des Epithels zu den Linsenfasern wesentlich so, wie die urodelen Amphibien, und die Bilder, welche man davon an Meridionalschnitten erhält, erinnern so sehr an das früher vom Salamander gegebene, dass ich es unterlassen konnte, solche Präparate von den Schlangen zu zeichnen. Stets wachsen die Zellen zuerst an ihrem unteren Ende in die Länge und die Kernzone zieht von der Epithelgrenze zunächst eine Strecke weit nach hinten, um sich mehr oder weniger weit hinter der Äquatorialebene in die Tiefe zu senken. Darin stimmen alle Schlangen mit einander überein, mögen die Linsen so flach, wie bei Eryx, oder so kugelig, wie bei den Nattern sein. Bei Zamenis zieht die Kernzone zwar gleichfalls zuerst nach hinten, biegt aber dann nach vorn um, um sich indessen auch hier noch hinter der Äquatorialebene in die Tiefe zu senken. Bei Vipera aspis und Eryx jaculus liegt die Epithelgrenze vielleicht noch etwas vor dem Äquator, bei den Nattern dagegen hinter demselben. Nirgends aber ist, wie schon erwähnt, der Äquator äußerlich markirt.

Gerade so, wie im Verhalten des Epithels bieten die Reptilien auch in dem Verhalten der Linsenfasern eine viel größere Mannigfaltigkeit als die Selachier und Amphibien. Wie schon aus den früher über die Entwicklung der Linse von Lacerta agilis mitgetheilten Thatschen hervorgeht, haben wir auch an der Reptilienlinse Centralfasern, Übergangsfasern und Haupt- oder Grundfasern zu unterscheiden. Die Centralfasern sind ungeordnet, bei den Übergangsfasern beginnt eine regelmäßige Anordnung Platz zu greifen und die Hauptfasern bauen die radiären Lamellen auf. Die letzteren bilden stets die Hauptmasse der ganzen Linse.

Es ist mir wiederholt gelungen, von Reptilienlinsen vollständige, ungebröckelte Schnitte zu erhalten, und ich habe mich an diesen überzeugt, dass die Masse der Centralfasern stets eine geringe ist. Diese Centralfasermasse liegt keineswegs immer genau im Centrum der Linse; sie kann vielmehr mehr oder weniger weit nach hinten verschoben sein. Bei den Nattern scheint dies sogar die Regel zu sein (vgl. Textfig. 35). Sie besteht aus Zellen, welche ihrer Form nach kaum auf die Bezeichnung von Fasern Anspruch machen können. Ihre Querschnitte sind rundlich oder polygonal, meistens aber ganz unregelmäßig, und ihre Länge beträgt zuweilen nicht viel mehr als ihre Dicke. Die größten Centralfasern besitzt das Chamäleon, wie denn überhaupt die Centralfasermasse hier mächtiger ist, als bei den anderen von mir untersuchten Sauriern. In allen Fällen, in denen die Centralfasern gut erhalten sind und die Linse im Inneren nicht gebröckelt ist, sind noch deutliche Kernreste in den Centralfasern zu erkennen, wenn man als solche die hellen ovalen Räume bezeichnen will, die sich in ihnen an Stelle der Kerne finden. Aber nur beim Chamäleon nehmen diese Kernreste noch die Farbe an, während sonst überall die chromatische Substanz vollkommen geschwunden ist. Dadurch nimmt die Linse des Chamäleon eine Sonderstellung nicht bloß unter den Linsen der Saurier, sondern unter denen der Reptilien überhaupt ein.

Die Übergangsfasern setzen, wie bei den Embryonen, eine verhältnismäßig schmale Zone zusammen. In dieser nehmen die Fasern allmählich prismatische Formen an und beginnen sich zu Lamellen zusammenzuordnen. Diese beginnenden Lamellen weisen zahlreiche Theilungen auf. Auch die Übergangsfasern enthalten stets Kernreste, die sich aber, mit Ausnahme des Chamäleons, nirgends mehr färben.

Dessgleichen enthalten auch die zu Radiärlamellen vereinigten Hauptfasern stets Kernreste. Aber auch hier besitzen nur die des

Chamäleons noch durchwegs chromatische Substanz; sonst ist diese in der Mehrzahl der Fasern vollständig geschwunden. Die Erscheinungen des Chromatinschwundes und der Rück- oder Umbildung der Kerne sind in Beziehung auf ihre gröberen Verhältnisse meist leicht zu verfolgen. Man sieht, dass sich das Chromatin mit zunehmendem Alter der Fasern immer mehr zusammenzieht, so dass sich um dasselbe ein heller, vollkommen farbloser Hof bildet, dessen Größe in demselben Maße wächst, als sich das Chromatin verdichtet. Schließlich schrumpft dieses auf ein kleines, kugeliges, scheinbar homogenes, ungemein intensiv gefärbtes Korn zusammen, das in dem ovalen, hellen Hofe gewöhnlich eine excentrische Lage hat und das alsbald spurlos verschwindet. Nur in seltenen Fällen konnte ich auch in den hellen Höfen tieferer Fasern bis gegen die Übergangszone hin noch ein punktförmiges, aber ganz blasses Korn nachweisen.

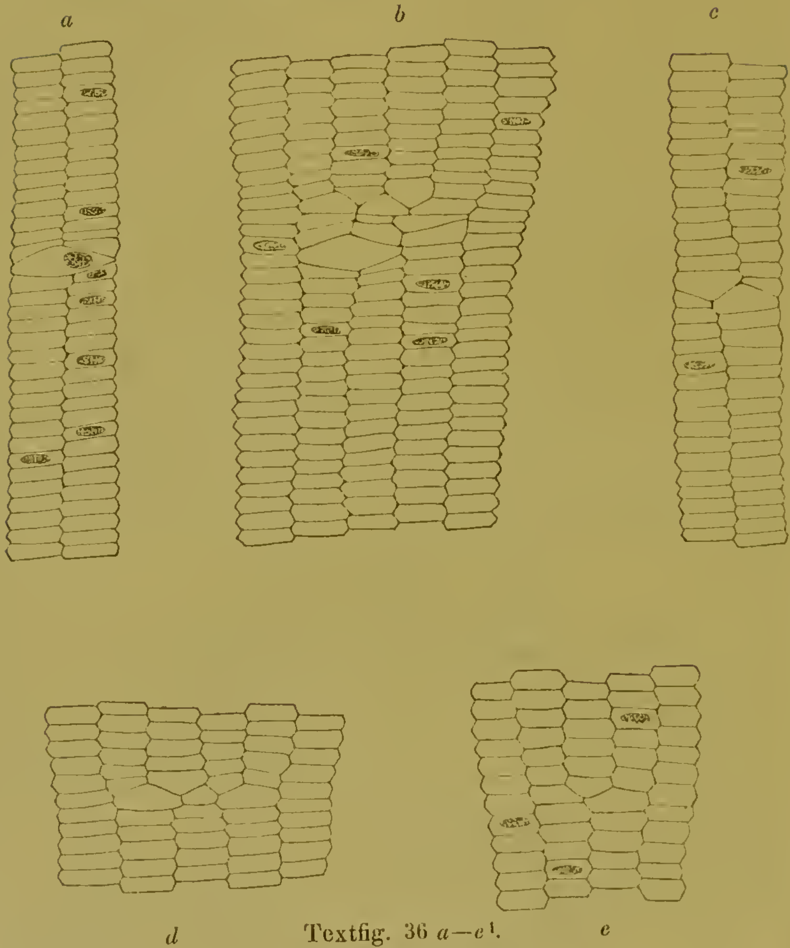
Die Radiärlamellen zeigen mit wenigen Ausnahmen eine viel größere Regelmäßigkeit in der Anordnung und dem Verlauf, als bei den Amphibien. Ich gebe zunächst eine Übersicht ihrer Zahl bei den von mir untersuchten Arten und bemerke dazu, dass die in Klammern angeführten Zahlen sich auf ein zweites, bezw. drittes oder viertes Exemplar derselben Art beziehen:

Zahl der Radiärlamellen:

Alligator mississipiensis	955 (905)
Emys europaea	241 (238)
Testudo graeca	199 (170, 174, 178)[1]
Hatteria punctata	287
Platydactylus mauritanicus . .	260
Lacerta viridis	139 (132, 134)
» agilis	114 (119, 123, 128)
» muralis	107
» faraglionensis	101
Pseudopus Pallasii	190
Gongylus ocellatus	103
Anguis fragilis	93 (102)
Chamaeleo vulgaris	174
Eryx jaculus	201

[1] Die erste Zahl bezieht sich auf ein erwachsenes, 16,5 cm langes, die anderen (in Klammern) auf junge, 9—10 cm lange Thiere.

Python molurus. . . . . ca. 1100
Tropidonotus natrix . . . . . . 244 (ca. 254)
» natrix, var. sparsus 254
Zamenis viridiflavus 276 (283)
Elaphis quaterradiatus . . . . . 315.



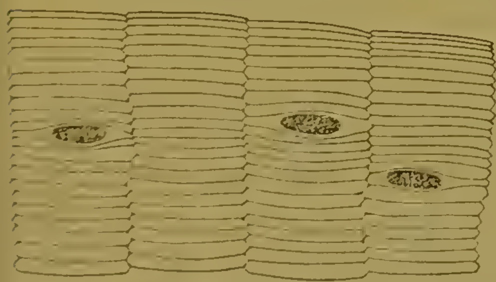
Textfig. 36 *a—e* [1].
Alligator mississipiensis.

An dieser Übersicht fällt vor Allem auf, dass die Zahl der Radiärlamellen bei den untersuchten Reptilien eine verhältnismäßig geringe ist; eine Ausnahme machen nur der Alligator und unter den Schlangen Python. Sonst hält sich die Zahl fast durchwegs zwischen 100 und 300. Naheverwandte Arten, wie z. B. die vier untersuchten Eidechsenarten und die drei Natternarten zeigen in der Zahl der

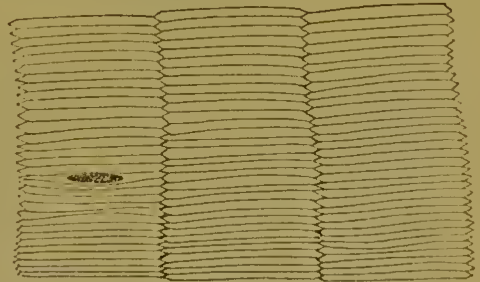
[1] Die Textfiguren 36—41 sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet, wie früher die entsprechenden Querschnittsbilder der Linsenfasern der Selachier und Amphibien.

Radiärlamellen eine weitgehende Übereinstimmung und zwischen der Ringelnatter und ihrer Varietät besteht in dieser Hinsicht kaum eine Differenz.

Die Linse des Alligators ist nicht bloß durch die große Zahl der Radiärlamellen, sondern auch noch dadurch ausgezeichnet, dass man in ihr ungemein häufig auf Theilungen, Intercalationen und Unregelmäßigkeiten der mannigfachsten Art stößt; nur Verschmelzungen zweier Lamellen habe ich nie gefunden. Die merkwürdigsten Unregelmäßigkeiten zeigen uns die Textfig. 36 *b* und *d*; es kommt hier zu einer Vermehrung der Lamellen, jedoch ist es schwer zu sagen, ob und wo eine Theilung oder Intercalation stattfindet. Eine ziemlich typische Intercalation führt uns die Fig. 36 *e* vor Augen. In Fig. 36 *c* sehen wir eine Eigenthümlichkeit, wie sie uns schon bei Bufo und Rana begegnet ist. Fig. 36 *a* endlich zeigt uns eine Faser, welche die doppelte Breite gewöhnlicher Fasern besitzt und welche sich zugleich durch einen entsprechend großen Kern auszeichnet. Derartige Fasern kommen beim Alligator sehr oft vor; dagegen habe ich nie eine Faser gefunden, welche sich über drei Lamellen erstreckte. Nie kommt es vor, dass eine solche Faser eine Verschmelzung zweier Lamellen einleitet; vielmehr sind die beiden Lamellen, die sie verbindet, nach außen stets wieder getrennt.



Textfig. 37.
Emys europaea.

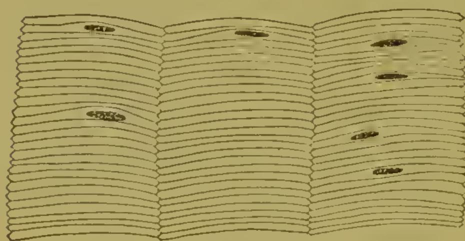


Textfig. 38.
Platydactylus mauritanicus.

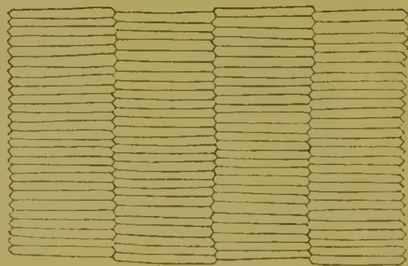
Ungleich regelmäßiger sind die Radiärlamellen der Schildkröten angeordnet. Bei Testudo habe ich zwar sowohl Theilungen, als Intercalationen, ja einmal sogar eine Verschmelzung zweier Lamellen gesehen, aber diese Unregelmäßigkeiten sind sehr viel seltener, als beim Alligator. Bei Emys habe ich weder eine Theilung, noch eine Intercalation finden können; freilich konnte ich hier die Lamellen nicht sehr weit centralwärts verfolgen. Die Fasern sind sehr breit und dünn (Textfig. 37); die dünnsten liegen unmittelbar unter der Oberfläche.

Bei Hatteria habe ich zweimal eine sichere Intercalation gesehen; im Übrigen ist aber auch hier die Anordnung der Radiärlamellen eine überaus regelmäßige. Die Breite der Fasern ist erheblich größer, als bei Emys, und übertrifft sogar die des Triton cristatus noch beträchtlich.

Bei den Eidechsen und ihren Verwandten erreicht die Regelmäßigkeit der Anordnung der Lamellen den höchsten Grad und die Bilder, die man von Äquatorialschnitten erhält, sind geradezu von überwältigender Schönheit. Nie habe ich hier eine Theilung oder Intercalation gesehen und die Lamellen verlaufen stets ungetheilt von der Übergangszone bis zur Oberfläche. Die Breite der Fasern ist überall eine sehr beträchtliche und wenn auch die absolute Breit bei Hatteria größer ist, so ist doch die relative Breite, d. h. die



Textfig. 39.
Lacerta faraglionensis.

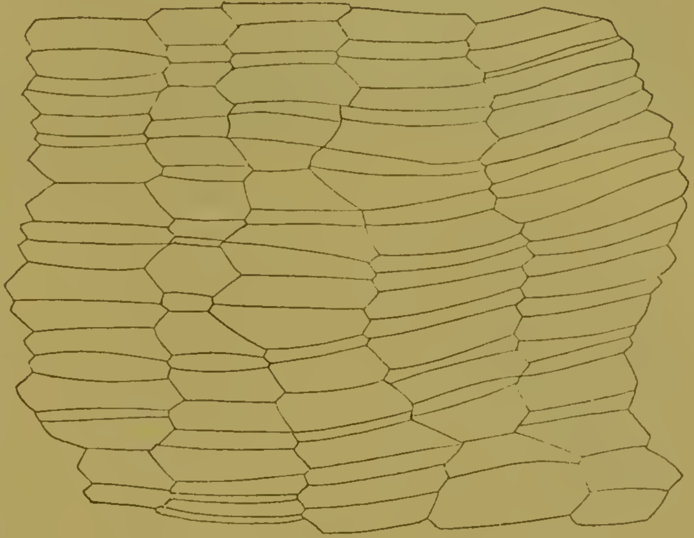


Textfig. 40.
Zamenis viridiflavus.

Breite im Verhältnis zur Größe der ganzen Linse, bei den Eidechsen entschieden viel größer. Dabei sind die Fasern ungemein dünn. Von den vier untersuchten Eidechsenarten besitzt Lacerta faraglionensis (Textfig. 39) die breitesten Fasern; nur um ein Geringes schmäler sind sie bei Lacerta viridis, und wieder um ein Geringes schmäler bei Lacerta agilis und muralis. Die Faserbreite des Gecko (Textfig. 38) ist trotz der außerordentlichen Größe der Linse geringer, als die der Mauereidechse; sie ist auch etwas geringer, als die des Scheltopusik. Etwas größer als diese, ist die des Gongylus, etwas geringer dagegen die der Blindschleiche; nichtsdestoweniger ist sie bei letzterer relativ größer, als bei Pseudopus, ja selbst größer, als bei den Eidechsen. Die Blindschleiche besitzt eben ungemein kleine Linsen.

Die merkwürdigsten Eigenthümlichkeiten zeigen die Linsenfasern des Chamäleons. Bei keinem Saurier, ja bei keinem Reptil überhaupt, finden sich so zahlreiche Unregelmäßigkeiten, wie hier; man

könnte geradezu von Verwerfungen der Lamellen sprechen. Oft wechselt die Breite innerhalb einer Lamelle von Faser zu Faser. Dieselben Unregelmäßigkeiten zeigen aber auch die Fasern in Beziehung auf ihre Dicke; wenn diese auch im Allgemeinen größer ist, als bei den anderen Sauriern, so wechseln doch Fasern von außerordentlicher Feinheit mit solchen von großer Dicke. Ein anschauliches Bild dieser Verhältnisse giebt die Textfigur 41. Unter diesen Umständen ist es natürlich sehr schwer, die Breite der Fasern genau zu bestimmen; ich glaube aber doch nicht weit fehlzugehen, wenn ich sage, dass dieselbe im Mittel ungefähr so groß ist, wie bei der Blindschleiche.



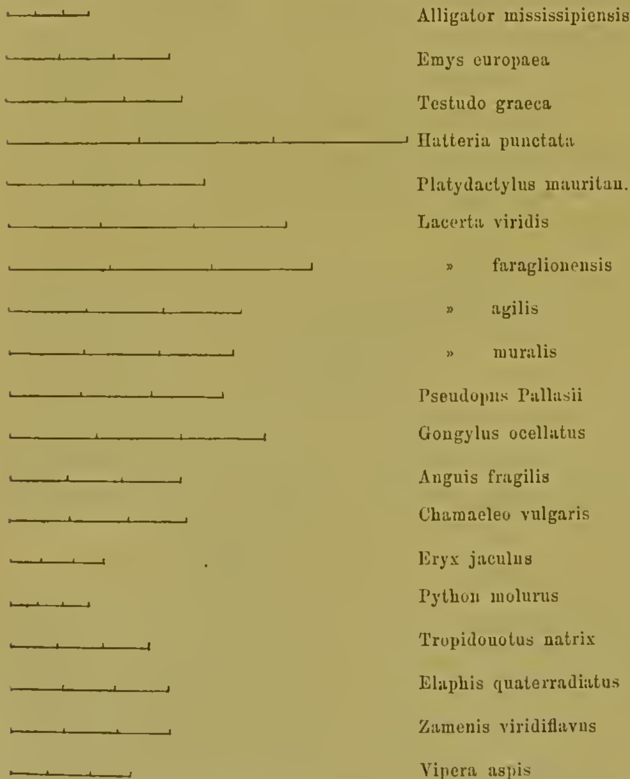
Textfig. 41.
Chamaeleo vulgaris.

Die Schlangen haben durchwegs ziemlich schmale Fasern. Am breitesten sind sie bei Elaphis und Zamenis (Textfig. 40), dann folgt die Ringelnatter, darauf die Viper und die schmalsten Fasern besitzen Eryx und Python. Die Anordnung der Lamellen ist bei den Schlangen eine sehr regelmäßige; immerhin scheinen aber Unregelmäßigkeiten häufiger vorzukommen, als bei der Mehrzahl der Saurier; so habe ich z. B. bei Eryx einmal eine Theilung einer Lamelle gesehen und mehrmals habe ich bei verschiedenen Schlangen Unregelmäßigkeiten ähnlich der in Textfig. 36 *c* vom Alligator gezeichneten beobachtet.

Die nebenstehende Skizze (Textfig. 42) giebt eine Übersicht der Faserbreite der Reptilien bei 250facher Vergrößerung; um die Unterschiede schärfer hervortreten zu lassen, sind jedes Mal drei Faserbreiten aufgetragen.

Vieles von dem, was früher von den Radiärlamellen der Selachier und Amphibien gesagt wurde, gilt auch für die Reptilien und ich kann daher ganz kurz darüber hinweggehen. Ich bemerke nur, dass auch hier die Dicke der Lamellen, also auch die Breite der Fasern, von innen nach außen allmählich ansteigt (vgl. Textfig. 15 u. 16), dass

auch hier die Fasern in der Mitte ihres Verlaufes, also in der Äquatorialebene, am breitesten sind und nach den Enden sich verschmälern und dass endlich auch hier die oberflächlichsten Fasern die dünnsten sind. Ganz allgemein kommt es vor, dass sich die eine oder andere Lamelle, oder auch eine Gruppe von Lamellen stärker färbt, als die übrigen; man beobachtet dies sowohl bei der Färbung in toto, als bei der Schnittfärbung. Es dürfte dies vielleicht weniger auf chemischen Unterschieden der einzelnen Lamellen, als auf rein mechanischen Momenten beruhen.



Textfig. 42.

Das Aussehen der Fasern ruft den Eindruck einer großen Plasticität derselben hervor. Die Grenzlinien, die man auf Äquatorialschnitten sieht, können gerade gestreckt, aber auch nach innen oder außen gebogen sein (vgl. Textfig. 37 bis 40). Zuweilen sind sie in einer Lamelle nach außen, in einer unmittelbar benachbarten nach innen gebogen. Ganz besonders plastisch scheinen die Linsenfasern des Chamäleons zu sein und ich möchte in diesem Sinne die überraschende Vielgestaltigkeit der Faserquerschnitte dieser Form deuten. Mit dieser Plasticität der Linsenfasern hängt die große Weichheit der ganzen Linse zusammen, die gewiss Jedem, der Reptilienlinsen in der Hand gehabt hat, aufgefallen ist. Man muss daher auch bei der Konservirung von Reptilienlinsen sehr behutsam vorgehen, um nicht hinterher Zerrbilder der Fasern zu bekommen.

Der Verlauf der Fasern innerhalb der Lamellen ist in jenen Linsen, welche Nähte besitzen, so, wie in den meisten Amphibien- und Selachierlinsen, und es gilt also auch für sie das früher für die

Selachier gegebene Schema. In den Linsen ohne Nähte, also in erster Linie in den Linsen der Saurier, ziehen die Fasern, mit Ausnahme der jüngsten, welche nicht bis an die Achse heranreichen, von der vorderen Hälfte der Achse zur hinteren; sie treten also direkt bis an die Achse heran. In beiden Fällen sind die Fasern in der Äquatorialebene am breitesten und werden nach vorn und hinten schmäler, im ersten Fall weniger, im zweiten mehr. Die Radiärlamellen sind in den Linsen mit Nähten windschief verbogen, in den Linsen ohne Nähte dagegen rein meridional gestellt.

Von der Krümmung der Fasern geben die Meridionalschnitte der Textfig. 32 bis 35 eine bessere Vorstellung, als sie eine ausführliche Beschreibung zu geben vermöchte. Ich hebe nur hervor, dass bei den Schlangen die Fasern ungemein stark und gleichmäßig gebogen sind und fast reine Kreisbogen beschreiben, die nur hinten etwas steiler abfallen als vorn. Höchst auffallend ist die Krümmung der Fasern beim Chamäleon; die Fasern ziehen fast gerade gestreckt in ungemein flachen Bogen durch die Linse und fallen nur vorn und hinten steil gegen die Achse ab. In der Nähe der Achse habe ich eine netzförmige Zeichnung wahrgenommen, die auch auf der Skizze wiedergegeben ist und die vielleicht auf ein eigenthümliches Verhalten der Faserenden zu beziehen sein dürfte.

Über die Kapsel habe ich nur wenig zu sagen (vgl. die Fig. 4 bis 10, Taf. XII). Sie ist bei allen Reptilien über dem Epithel und dem diesem zuzurechnenden Ringwulst dicker, als an der Hinterfläche. Aber sie ist nicht bei allen Formen gleich dick. Verhältnismäßig dick ist sie beim Alligator und bei Emys (Fig. 8 und 9); bei letzterer habe ich in der Mitte der Vorderfläche 0,0025 mm, am Äquator 0,004 mm und an der Hinterfläche 0,002 mm gemessen. Bei Testudo ist sie vorn 0,001 mm, am Äquator 0,003 mm und hinten höchstens 0,0015 mm dick; vorn besteht sie deutlich aus zwei Schichten: einer sehr dünnen äußeren und einer dicken inneren. Von den untersuchten Sauriern hatte nur der Gecko eine ähnlich dicke Kapsel; hier war zwischen der Mitte der Vorderfläche und dem Äquator kaum ein Unterschied zu merken; überall betrug die Dicke ungefähr 0,004 mm. An der Hinterfläche war sie aber auch hier ungemein dünn. Am Äquator machte sie den Eindruck, als ob sie geschichtet wäre (Fig. 7). Manchmal, wie z. B. bei Emys, färbt sich die Kapsel innen dunkler, als außen, wodurch gleichfalls der Eindruck einer Schichtung hervorgerufen werden kann. Bei den Eidechsen ist die Kapsel stets sehr dünn, so dünn, dass sie kaum mit Sicherheit zu messen ist. Am Äquator ist

sie ungefähr eben so dick, wie in der Mitte der Vorderfläche. Bei Lacerta viridis und faraglionensis schätze ich sie an beiden Stellen auf ungefähr 0,0018 mm; hinten beträgt die Dicke höchstens 0,001 mm. Bei Pseudopus ist die Kapsel vorn 0,004 mm dick, wird dann in demselben Maße dünner, als das Epithel dicker wird, und misst am Äquator etwa 0,0025 mm. Beim Chamäleon ist die Kapsel so dünn, dass ich sie nicht sicher messen konnte; ich schätze sie am Äquator auf höchstens 0,001 mm. Die Linsenkapsel der meisten Schlangen ist etwas dicker, als die der Saurier. Bei der Zornnatter beträgt die Dicke an der Vorderfläche 0,003 mm, am Äquator 0,004 mm, hinten höchstens 0,002 mm. Bei der Viper ist die Kapsel viel dünner; ihre Dicke beträgt vorn und am Äquator wenig über 0,001 mm. Viel dicker ist sie dagegen wieder bei Eryx; hier ist sie in der Nähe des vorderen Linsenpoles dicker als am Äquator, verhält sich also in dieser Hinsicht ähnlich wie bei Pseudopus; vorn beträgt der Durchmesser 0,0045 mm, am Äquator 0,003 mm; hinten ist er ungefähr so groß, wie bei der Zornnatter. Jedenfalls ist bei den Schlangen die Kapsel hinten dicker, als dies sonst zu sein pflegt.

Die Litteratur über die Linse der Reptilien ist außerordentlich dürftig. Der Erste, der eine genaue Beschreibung derselben gab, war Heinrich Müller. Er hat auch den Ringwulst der Reptilienlinse entdeckt und in seiner Arbeit »Über das Auge des Chamäleon«[1] kurz beschrieben. Der Ringwulst der Vögel war, wie noch im nächsten Kapitel aus einander gesetzt werden wird, damals schon lange bekannt. Über die Linse des Chamäleon schreibt H. Müller: »An der Krystalllinse ist nächst der starken Wölbung (2,8 mm Achse bei 3,6 mm äquatorialem Durchmesser) dieselbe Formation bemerkenswerth, welche ich bei Vögeln beschrieben habe. Die concentrische Faserung geht hinter dem Äquator in eine Schicht radial gestellter, palissadenartiger Fasern über, welche ihrerseits nach vorn in das sogenannte Epithel der Kapsel übergehen, indem sie niedriger und breiter werden. Dieser Ring radialer Fasern ist hier noch mehr entwickelt als im Falkenauge, indem diese je mit einem Kern versehenen Fasern eine Höhe von über $1/2$ mm erreichen und nicht nur weit nach hinten, sondern noch mehr nach vorn reichen. Es ist nämlich der Bezirk, in welchem polygonale epithelartige Zellen liegen, höchstens

[1] Heinrich Müller, Über das Auge des Chamäleon mit vergleichenden Bemerkungen. Würzburger naturwiss. Zeitschr. III. 1862. Enthalten in: Gesammelte Schriften H. Müller's, herausgeg. von Otto Becker. Bd. I. 1872 p. 144—166.

½ mm groß, also viel kleiner, als die Pupille. Bei Lacerta agilis ist diese bei Schildkröten und Schlangen fehlende vogelähnliche Linsenform auch vorhanden, weniger als beim Chamäleon, aber immer noch stärker, als bei manchen Vögeln, z. B. Eulen.« Auf eine Kritik dieser Angaben brauche ich nach dem oben Gesagten nicht einzugehen, aber ich möchte doch die große Übereinstimmung derselben mit meinen Befunden hervorheben.

Eingehender hat sich HENLE[1] mit der Linse der Reptilien beschäftigt. Er hat nicht bloß den Ringwulst genauer untersucht, sondern hat auch jenes eigenthümliche Epithelpolster entdeckt, welches die Linse der Nattern und Vipern charakterisirt; nur greift er zu weit, wenn er diese Epithelformation den Schlangen überhaupt zuschreibt. Dass es auch Schlangen giebt, denen sie fehlt, wusste HENLE nicht. Den Ringwulst der Reptilien beschreibt HENLE gemeinsam mit dem der Vögel und meint, »dass sich die Fasern derselben durch große Gleichförmigkeit auszeichnen, so dass nicht einmal die Fasern des Ringwulstes der Vögel und der Reptilien anders, als durch eine etwas größere Widerstandsfähigkeit der letzteren, von einander unterschieden sind«. Da er sich in der ganzen Beschreibung immer nur auf die Vögel bezieht und auch alle Abbildungen, welche das feinere Detail der Ringwulstfasern zeigen sollen, den Vogellinsen entnommen sind, so werde ich erst im nächsten Kapitel genauer auf diese Angaben eingehen. Merkwürdig ist, dass HENLE das Epithelpolster der Natternlinse mit dem Ringwulst der Eidechsenlinse vergleicht und geradezu als solchen bezeichnet, freilich einmal mit der einschränkenden Bemerkung: »wenn man ihn so nennen darf«. Die Beschreibung des Epithelpolsters ist durchaus richtig, mit Ausnahme der Bemerkung, dass »die zu prismatischen Stäbchen ausgewachsenen Epithelzellen«, »noch vor dem Äquator auf die Mächtigkeit gewöhnlicher Pflasterepithelzellen reducirt« sind. Dies trifft für die Vipernlinse ungefähr zu, nicht aber für die Natternlinse; aber die Vipernlinse hat HENLE nicht untersucht. HENLE fügt dann noch hinzu: »Während also die Fasern des Ringwulstes in ihrer Gesammtheit bei den übrigen Reptilien einen gegen beide Ränder zugeschärften Reif darstellen, setzen die entsprechenden Fasern der Schlangen eine auf die Vorderfläche der meridionalen Fasersubstanz aufgepasste gewölbte Platte mit zugeschärftem, kreisförmigem Rande zusammen.«

Was die allgemeine Form der Linse betrifft, so ist sie bei HENLE

[1] J. HENLE, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abhandl. der kgl. Ges. der Wiss. zu Göttingen. Bd. XXIII. 1878.

nicht richtig dargestellt. Die Linsen von Lacerta agilis und Anguis fragilis stellen bei ihm vorn und hinten gleich stark gewölbte Körper, die Linse von Tropidonotus natrix eine reine Kugel dar. Von der letzteren bemerkt er übrigens in einer Anmerkung, dass sie »fast kugelig« sei. Auch mit den von HENLE gegebenen Maßen kann ich mich nicht einverstanden erklären. Die Linse von Lacerta agilis soll einen Äquatorialdurchmesser von 1,25 mm, die von Anguis fragilis einen solchen von 1,60 mm und die von Pseudopus Pallasii einen solchen von 3,30 mm besitzen. Zwei von diesen Maßen bleiben ziemlich weit hinter den von mir gefundenen zurück, eines, die Blindschleiche betreffend, geht weit über das von mir gefundene hinaus. Die Blindschleiche soll also eine größere Linse besitzen, als die Eidechse; man braucht nicht erst zu messen, um sich vom Gegentheil zu überzeugen. Ich gebe gern die Möglichkeit zu, dass ein Anderer bei anderer Konservirung auch etwas andere Maße finden wird, als ich gefunden habe; aber ich bin überzeugt, dass die Differenzen nicht sehr groß sein können. HENLE scheint die Linsen nicht in situ gehärtet, sondern schon vor dem Fixiren aus dem Auge entfernt zu haben. So weiche Linsen, wie die der Reptilien, können aber dabei leicht ihre natürliche Form ändern.

Seit der Arbeit HENLE's ist meines Wissens nichts mehr über den feineren Bau der Reptilienlinse erschienen. Auch C. K. HOFFMANN bezieht sich in seiner im Jahre 1890 erschienenen Bearbeitung der Reptilien in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreiches bloß auf H. MÜLLER und HENLE. Dagegen verdient hervorgehoben zu werden, dass THEODOR BEER[1] in einer kürzlich erschienenen Arbeit über »Die Accommodation des Auges bei den Reptilien« von einer Reihe von Formen Bilder von Meridionalschnitten durch die Linse und die vordere Hälfte des Bulbus gegeben hat, die in vorzüglicher Weise die allgemeine Form der Linse, das Verhältnis des Ringwulstes zur Linsenfasermasse und, bei den Nattern, das Epithelpolster der vorderen Linsenfläche zur Anschauung bringen[2].

[1] THEODOR BEER, Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. PFLÜGER's Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. LXIX. 1898. Giebt Durchschnitte von Varanus griseus, Emys lutaria, Alligator mississipiensis, Coluber aesculapii und Eunectes Schneideri.

[2] Kürzlich ist eine Arbeit von OSAWA unter dem Titel »Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen der Hatteria punctata« erschienen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898), welche auch Einiges über die Linse bringt. Offenbar waren die von OSAWA untersuchten Hatteria-Linsen sehr viel besser konservirt als die, welche mir zur Verfügung standen. Nach OSAWA zeigt der Ringwulst von Hatteria eine »starke Ausbildung«; ich möchte dies nach der von ihm gegebe-

IV. Vögel.

(Mit Tafel XIII—XVI.)

A. Entwicklung. Die Entwicklung der Linse der Vögel habe ich bis zur Ringwulstbildung ungefähr gleich vollständig an der Ente und am Huhn untersucht. Ich folge in der Darstellung zunächst den Beobachtungen an der Ente und gebe eine genauere Darstellung der Ringwulstbildung vom Huhn.

Im Stadium von 16 Urwirbeln zieht das Ektoderm noch ganz glatt und ohne Verdickung über die primäre Augenblase hinweg; ja, es ist über dieser sogar dünner, als an der Ventralseite des Kopfes. Dagegen erscheint es im Stadium von 18 Urwirbeln schon deutlich verdickt und wir müssen daher in dieses Stadium den Anfang der Linsenbildung verlegen. Die Linsenplatte, wie wir das verdickte Ektoderm wieder nennen können, ist aber weder nach oben, noch nach unten irgendwie scharf begrenzt. In diesem Stadium ist die Gehörgrube schon tief eingesenkt, der Eingang derselben aber noch weit offen und ohne Tendenz, sich zu schließen. Von einer Riechgrube ist nichts zu sehen.

Im Stadium von 20 Urwirbeln ist das Ektoderm über der Augenblase eben merklich flacher als sonst, aber noch ohne Spur einer Vertiefung. Die Kerne stehen in der Linsenplatte etwas dichter, als sonst im Ektoderm. Die Theilungsfiguren liegen sämmtlich an der freien Seite. Zwischen Linsenplatte und Augenblase findet sich ein spaltförmiger, ganz zellenfreier Raum. Das Mesoderm hört an der dorsalen Fläche der Augenblase auf; ventralwärts finden sich überhaupt nur wenige, symmetrisch rechts und links in einiger Entfernung von der Mittellinie gelegene Mesodermzellen.

Der jüngste Embryo, der eine Einstülpung der Linsenplatte zeigte, hatte 23 Urwirbel. Gleichzeitig hat sich die laterale Wand der Augenblase einzusenken begonnen. Ich habe das rechte Auge dieses Embryo auf Taf. XIII, Fig. 1 wiedergegeben. Weitaus die Mehrzahl der Kerne der Linsenplatte liegt der basalen Seite viel näher, als der freien; in der Nähe dieser, dicht unter der Oberfläche, findet man zahlreiche Theilungsfiguren; zwei davon sind auch an dem ab-

nen Skizze etwas abschwächen und lieber »ziemlich stark« sagen. In der schematischen Abbildung des Ringwulstes auf Taf. XVII, Fig. 14 zeichnet Osawa die Kerne der Ringwulstfasern ganz am basalen Ende; es würde dies ein etwas ungewöhnliches Verhalten sein. Übrigens habe ich keinen Grund, an der Richtigkeit dieser Angabe zu zweifeln, zumal die Arbeit im Ganzen den Stempel großer Genauigkeit an sich trägt.

gebildeten Schnitte zu sehen. — Die Linsengrube wird rasch tiefer und im Stadium von 25 Urwirbeln hat sie das Aussehen der Fig. 2, Taf. XIII. Die Grube ist nicht nach allen Richtungen gleichmäßig vertieft, sondern erscheint, ähnlich wie bei den Amphibien und Reptilien, dorsalwärts tiefer, als ventralwärts. Die Wand der Grube ist außerordentlich dick und die Kerne liegen in ihr, wie früher, der basalen Seite näher, als der freien. Dicht unter der Oberfläche bemerkt man wieder zahlreiche Theilungsfiguren; in dem abgebildeten Schnitte waren nicht weniger als vier zu sehen, und zwar zwei im Stadium der Tochtersterne und zwei im Stadium der Tochterknäuel. Alle Figuren liegen in der dorsalen Hälfte der Grube; in der ventralen ist ihre Zahl auch in den benachbarten Schnitten eine viel geringere. Von den vier Theilungsfiguren des abgebildeten Schnittes sind drei so gestellt, dass die Theilungsachse senkrecht gegen die Oberfläche gerichtet ist. — Es erhebt sich nun wieder die Frage, ob man das Epithel der Linsengrube als einschichtiges oder mehrschichtiges aufzufassen habe. Ich gebe zu, dass die letztere Auffassung Manches für sich hat, und dass sich ein absolut sicherer Beweis für das Gegentheil nicht erbringen lässt. Wenn ich auch hier das Epithel für einschichtig halte, so stütze ich mich, wie bei den Reptilien, erstens darauf, dass weitaus die Mehrzahl der Kerne der basalen Seite der Wand genähert ist, und zweitens darauf, dass die Theilungsfiguren immer und ausnahmslos dicht unter der freien Fläche stehen, also dieselbe Lage haben, wie in einschichtigen Epithelien. Die vertikale Stellung der Theilungsachsen kann mich nach dem, was ich schon in dem vorigen Kapitel darüber gesagt habe, in dieser Auffassung nicht irre machen: wir wissen eben nicht, wie sich nach vollzogener Theilung die neugebildeten Zellen zwischen ihre Genossen einordnen. — Zwischen der basalen Fläche der Wand der Linsengrube und der lateralen Wand der Augenblase findet sich wieder der schon früher bemerkte zellenfreie Spaltraum, der sich jetzt über und unter der Linsengrube zu einem, auf dem Querschnitt dreieckigen Raum erweitert hat, an den aber das Mesoderm der Umgebung nicht heranreicht. — In diesem Stadium hat sich die Eingangsöffnung der Gehörgrube schon zu verengern begonnen, und außerdem bemerkt man, wie übrigens schon im Stadium von 23 Urwirbeln, an der Stelle, an der sich später die Riechgrube entwickelt, eine flache Ektodermverdickung.

Im Stadium von 26 Urwirbeln zeigt die Linsengrube, abgesehen davon, dass sie tiefer geworden ist, keine wesentliche Veränderung. Bei den zwei Embryonen dieser Urwirbelzahl, die ich untersucht

habe, war sie übrigens nicht ganz gleich entwickelt, indem sie bei dem einen erheblich tiefer war als bei dem anderen. Ähnliche Differenzen zeigten diese Embryonen auch in der Ausbildung der Gehörgruben.

Im Stadium von 29 Urwirbeln bietet die Linsenanlage das auf Taf. XIII, Fig. 3 wiedergegebene Bild. Sie stellt einen dorsalwärts gerichteten Sack vor, der sich nach unten und außen öffnet. An der dem Lumen zugekehrten Wand dieses Sackes trifft man wieder sehr zahlreiche Theilungsfiguren, und zwar, wie früher, mehr in der dorsalen als in der ventralen Hälfte. Die Eingangsöffnung des Linsensäckchens hat jetzt einen größten Durchmesser von 0,04 mm. — In diesem Stadium ist die Eingangsöffnung des Gehörbläschens schon erheblich enger geworden. Außerdem hat sich jetzt die Riechplatte zu einer seichten Grube eingesenkt.

Embryonen mit 30 und 31 Urwirbeln zeigen im Vergleich mit dem eben erwähnten keine wesentliche Veränderung. Auch im Stadium von 32 Urwirbeln ist der Fortschritt gegenüber dem zuletzt betrachteten Stadium nur ein geringer. Ein Vergleich der Fig. 3 und 4 lehrt, dass dieser Fortschritt darin besteht, dass das Linsensäckchen größer und die Einstülpungsöffnung kleiner geworden ist. Diese beträgt jetzt 0,02—0,03 mm. Auch jetzt zeigt die dorsale Hälfte des Säckchens ein lebhafteres Wachsthum als die ventrale, und damit stimmt auch die Vertheilung der Theilungsfiguren überein. Übrigens sind diese in manchen Schnitten auch sonst so zahlreich, dass die Innenseite des Säckchens zuweilen geradezu von ihnen übersäet erscheint. — In diesem Stadium hat sich die laterale Wand der Augenblase von der Wand des Linsensäckchens etwas zurückzuziehen begonnen, und zwar in der Weise, dass auf dem Querschnitt zwei ungefähr dreieckige Räume sichtbar werden (vgl. Fig. 4). Demnach zeigt der Raum, welcher später vom Glaskörper eingenommen wird, bei den Vögeln im Beginn seiner Entwicklung genau dieselbe Form wie bei den Fischen, Amphibien und Reptilien. — Bei Embryonen dieses Alters beginnt sich auch die Retina bereits zu differenziren. — Das Gehörbläschen steht jetzt nur mehr durch eine enge Öffnung mit der Oberfläche in Verbindung. Die noch immer flache Riechgrube ist dorsalwärts etwas tiefer als ventralwärts. Ein Embryo, der in Beziehung auf seine Sinnesorgane genau eben so weit entwickelt war, stammte aus einem Ei, das 72 Stunden bebrütet war.

Die Ablösung des Linsenbläschens vom Ektoderm macht nun rasche Fortschritte. Bei einem Embryo mit 33 Urwirbeln war die

Einstülpungsöffnung nur mehr 0,015 mm weit und bei einem Embryo mit 35—36 Urwirbeln war die Ablösung bereits vollzogen. Aber es war noch deutlich sowohl am Ektoderm, als an der äußeren Wand des Linsenbläschens die Stelle zu erkennen, wo die Ablösung erfolgt war (vgl. Fig. 5, Taf. XIII). In den Ektodermzellen waren an der betreffenden Stelle einige dunkel gefärbte Körnchen zu sehen, und ganz ähnliche Körnchen fanden sich auch in der lateralen Wand des Linsenbläschens. Überdies zeigte das Lumen des Bläschens an dieser Stelle eine trichterförmige Aussackung. Zwischen Ektoderm und Linsenbläschen lagen frei in dem Spaltraum einige Zellen von rundlicher oder ovaler Form, deren Protoplasma von dunkeln Körnchen so vollgepfropft war, dass der Kern dadurch ganz verdeckt wurde. Diese Zellen stammen, wie meine Beobachtungen am Hühnchen lehren, zweifellos von dem Stiel des Bläschens. Sie gehen später spurlos zu Grunde. Bei einem zweiten, gleich weit entwickelten Embryo konnte ich eine ähnliche Zelle auch in der Höhle des Bläschens finden. Die beiden Wände sind jetzt schon verschieden gebaut; die mediale Wand ist dicker und erhebt sich in Form eines flachen Polsters gegen das Lumen. Die Zellen sind an dem freien, dem Lumen zugewendeten Ende in die Länge gewachsen und färben sich hier etwas intensiver als an dem entgegengesetzten Ende. Damit hat die Umbildung dieser Zellen zu Linsenfasern begonnen. Auch jetzt enthalten noch beide Wände des Bläschens Theilungsfiguren in großer Menge; indessen sind diese in der lateralen Wand schon viel zahlreicher als in der medialen. Der lange oder Äquatorialdurchmesser beträgt jetzt 0,205 mm, der kurze oder die spätere Linsenachse 0,14 mm. Der Raum zwischen Linse und Augenblase hat sich beträchtlich erweitert und zeigt dieselbe Form wie bei den niederen Wirbelthieren; in ihm finden sich nur spärliche verästelte Zellen. — Zu dieser Zeit steht das Gehörbläschen nur mehr mittels eines dünnen Stieles, der ein sehr enges Lumen einschließt, mit der Körperoberfläche in Verbindung. Linsenbläschen und Gehörbläschen lösen sich also bei der Ente ungefähr zu gleicher Zeit vom Ektoderm ab. — Die Nasengrube hat sich erheblich vertieft, zeigt aber im Übrigen nichts Besonderes.

Ein Embryo, dessen Urwirbel ich nicht gezählt hatte, der aber in Beziehung auf seine Sinnesorgane genau eben so weit entwickelt war, wie der eben erwähnte, stammte aus einem Ei, das 96 Stunden bebrütet war. Aus einem Vergleich mit dem früher Gesagten kann man entnehmen, wie unsicher es ist, den Entwicklungsgrad der Embryonen

während der ersten Tage nach der Dauer der Bebrütung zu bestimmen.

Nachdem sich das Linsenbläschen vom Ektoderm abgelöst hat, wächst es sehr rasch weiter; dabei ist das Wachsthum Anfangs am Äquator viel lebhafter als in der Richtung der Achse. Bei einem Embryo mit 39—40 Urwirbeln betrug der Äquatorialdurchmesser 0,265 mm, die Achse 0,15 mm und die Dicke der medialen Wand 0,1 mm. Das Lumen des Bläschens ist auf dem Querschnitte sichelförmig geworden. Bei einem Embryo mit 43 Urwirbeln zeigt die Linse auf dem Meridionalschnitt das in Fig. 6, Taf. XIII wiedergegebene Bild. Der Äquatorialdurchmesser beträgt jetzt 0,33 mm, die Achse 0,24 mm und die Dicke der medialen Wand 0,15—0,16 mm. Diese Wand stellt eine linsenförmige Platte dar, die weit ins Lumen vorspringt und dasselbe verengt. Im centralen Theil dieser Platte stehen die Kerne lange nicht so dicht wie in der Peripherie; auch sind sie mehr kugelig, während sie sich nach der Peripherie zu allmählich in die Länge strecken. Theilungsfiguren kommen in ihr, abgesehen von ihrer ganz peripherischen Zone, nicht mehr vor; die Theilung der Zellen hört also kurze Zeit, nachdem die Umbildung zu Linsenfasern begonnen hat, auf. Die jungen Linsenfasern lassen, wie bei allen bisher betrachteten Formen, einen sehr deutlichen Unterschied zwischen freiem und basalem Ende erkennen; das freie, dem Lumen des Bläschens zugewendete Ende färbt sich mehr oder weniger intensiv mit Kochenillealaun, das basale bleibt blass und zeigt auch ein mehr blasiges Aussehen. Die innersten Fasern sind nahezu gerade gestreckt; in der Peripherie aber krümmen sie sich so, dass ihre Konkavität nach außen gekehrt ist. Ungefähr in der Mitte der medialen Wand haben sich die basalen Enden der Fasern etwas zurückgezogen und man bemerkt hier, dass es bereits zur Bildung einer Linsenkapsel gekommen ist. Die laterale Wand des Bläschens ist am Äquator eben merklich dicker als in der Mitte. Die Kerne stehen in ihr zum größten Theil an der basalen Seite; in der Nähe der freien, dem Lumen zugekehrten, trifft man wieder Theilungsfiguren in außerordentlich großer Zahl. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass sich bei der Konservirung an der Linse dieses Embryo die mediale Wand von der lateralen abgehoben hat, und dass dadurch der Hohlraum des Bläschens vergrößert wurde. Bei einem Embryo von 45 Urwirbeln liegen mediale und laterale Wand nahe an einander und weichen nur am Äquator von einander ab. Die Linsenfaserwand ist daher an ihrer medialen Fläche nahezu plan,

wogegen die laterale um so stärker vorspringt. Durch diese Eigenthümlichkeiten erklären sich auch die Differenzen in den Maßen; diese betragen bei dem letztgenannten Embryo im Äquator 0,36 mm, in der Achse 0,22 mm, während sich für die Linsenfasern eine Länge von 0,18 mm ergab. Das Linsenepithel ist zu dieser Zeit an der Epithelgrenze noch nicht zu meridionalen Reihen geordnet.

Embryonen mit 45 Urwirbeln sind ungefähr 5 Tage alt, vorausgesetzt, dass man, wie ich das immer zu thun pflege, die Enteneier von Hühnern bebrüten lässt. Es ist mir nicht gelungen, auch noch bei älteren Embryonen mit Sicherheit die Urwirbel zu zählen, und ich kann daher den Entwicklungsgrad derselben nicht mehr, wie bisher, durch Angabe der Urwirbelzahl bestimmen. Übrigens hat dies nicht viel auf sich; denn erstens nimmt die Zahl der Urwirbel gewiss nur sehr wenig zu, und zweitens gleichen sich bekanntlich die Differenzen, denen man während der ersten Tage der Bebrütung begegnet, später mehr und mehr aus. Man kann daher in späteren Stadien mit einiger Sicherheit den Entwicklungsgrad durch die Angabe des Alters charakterisiren.

Der nächste Embryo, dessen Augen ich untersuchte, war ungefähr 6 Tage alt; er hatte, nach Platinchlorid-Sublimathärtung eine größte Länge von 14 mm. Seine Linsen hatten einen Äquatorialdurchmesser von 0,83 mm und eine Achse von 0,42 mm; das Epithel war in der Mitte der Vorderfläche nicht ganz 0,01 mm, am Äquator 0,03 mm dick. An der Epithelgrenze war eine schmale, höchstens 0,035 mm breite Zone nachweisbar, in der die Zellen begonnen hatten, sich zu meridionalen Reihen zu ordnen. Diese Reihen trugen indessen noch nicht jene außerordentliche Regelmäßigkeit zur Schau, welche sie später und bei erwachsenen Thieren charakterisirt.

Der folgende Embryo war 6 Tage 22 Stunden alt. Die Durchmesser der Linse waren schwer mit Sicherheit zu bestimmen, weil sich das Epithel, wie dies bei den meisten älteren Embryonen zu geschehen pflegt, von der Linsenfasermasse ziemlich weit abgehoben hatte. Ich kann daher die Durchmesser nur schätzungsweise angeben. Für den Äquatorialdurchmesser fand ich einen Werth von 0,87 mm, für die Achse einen solchen von 0,53 mm, oder nach Abzug des Lumens von 0,48 mm. Die Dicke des Epithels betrug am Äquator nicht ganz 0,04 mm, und in der Mitte der Vorderfläche ungefähr so viel wie früher. Hier lagen die Zellkerne schon in einfacher Reihe, während sie sich gegen die Peripherie allmählich häuften. Die Zone der meridionalen Reihen an der Epithelgrenze war etwas breiter geworden

und die Reihen selbst schienen um eine Spur regelmäßiger zu sein als früher. Die Fasern besitzen noch durchwegs Kerne, und diese sind auch im Centrum der Linse der Mehrzahl nach langgestreckt; kugelige Kerne trifft man hier jetzt viel seltener als bei jüngeren Embryonen. Die Kerne sind um so dichter gehäuft, je näher dem Epithelrande sie stehen. Auf Meridionalschnitten, welche möglichst genau durch die Mitte der Linse gehen, bilden sie in ihrer Gesammtheit einen flachen Bogen, dessen Konkavität nach hinten sieht. Der Bogen ist um so dicker oder breiter, je näher der Achse. — Einen Theil eines Meridionalschnittes habe ich auf Taf. XIII, Fig. 7 abgebildet. Durch den Umstand, dass die Zellen des Linsenepithels bis zur Epithelgrenze kontinuirlich an Höhe zunehmen, könnte man leicht zu der Auffassung geführt werden, dass schon jetzt die Bildung des Ringwulstes begonnen habe. Ich halte aber eine solche Auffassung nicht für richtig. Bei einem Ringwulst nimmt zwar auch die Dicke des Epithels zunächst kontinuirlich zu, dann aber, gegen die Epithelgrenze, nimmt sie wieder ab, so dass sich dadurch der Ringwulst, wenn auch nicht sehr scharf, so doch immerhin in ganz bestimmter Weise gegen die Linsenfasermasse absetzt.

Der nächste Embryo war 8 Tage 3 Stunden alt. Das Epithel hatte sich von der Linsenfasermasse nur sehr wenig abgehoben, so dass es mir möglich war, mit ziemlicher Sicherheit die Maße abzunehmen. Der Äquatorialdurchmesser betrug 1,16 mm, die Achse 0,68 mm, die Dicke des Epithels in der Mitte der Vorderfläche höchstens 0,01 mm, am Äquator 0,04 mm, und hinter demselben, unmittelbar vor dem Übergang in die Linsenfasermasse, 0,056 mm. Im Übrigen hatte die Linse wesentlich dasselbe Aussehen wie früher; nur waren am Äquator die Kerne der Epithelzellen etwas von der basalen Seite abgerückt, und zwar um so mehr, je näher der Epithelgrenze. Die Krümmung der Zellen am Äquator und der Linsenfasern war dieselbe wie früher.

Der nächste Embryo war 10 Tage 6 Stunden alt. Seine Linsen hatten einen Äquatorialdurchmesser von 1,35 mm, eine Achse von 0,82 mm, das Epithel war in der Mitte der Vorderfläche 0,008 mm, am Äquator 0,036 mm und unmittelbar vor der Epithelgrenze 0,06 mm dick. Von einem eigentlichen Ringwulst kann auch jetzt noch nicht gesprochen werden. Einen Theil eines Meridionalschnittes habe ich auf Taf. XIII, Fig. 8 abgebildet. Es war überall eine Kapsel vorhanden, die sich hinten in großer Ausdehnung von der Oberfläche der Linse abgehoben hatte. Dies war der letzte, von mir untersuchte

Embryo, dessen Linsenfasern noch durchwegs Kerne besaßen. Im Centrum der Linse zeigten sie aber schon jene Veränderungen, welche zum Kernschwunde führen. Sie waren ungemein klein, fast punktförmig, und färbten sich sehr intensiv und gleichmäßig.

Wie schon in den früheren Kapiteln aus einander gesetzt wurde, wird durch die Bildung der meridionalen Reihen die Bildung der Radiärlamellen eingeleitet. Ich habe nun die zweite Linse des zuletzt genannten Embryo in Äquatorialschnitte zerlegt und mich überzeugt, dass in der That schon in der Peripherie der Linsenfasermasse radiäre Lamellen vorhanden waren; aber sie waren noch ungemein kurz und ziemlich unregelmäßig. Ich schätze ihre Länge auf nicht mehr als 0,07 mm. Da der Durchmesser der ganzen Linsenfasermasse ungefähr 1,2 mm beträgt, so nehmen also dieselben noch einen sehr geringen Antheil an dem Aufbau derselben. Ihre Zahl zu bestimmen war mir leider nicht möglich, da die Schnitte nicht genau senkrecht zur Achse geführt waren.

Der jüngste, von mir untersuchte Embryo, der eine Ringwulstanlage besaß, war 13 Tage 20 Stunden alt. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug 1,6 mm, die Achse ungefähr 1,12 mm. Das Epithel bestand an der ganzen Vorderfläche aus 0,01 mm hohen, kubischen Zellen mit relativ großen, kugeligen Kernen. Erst gegen die Peripherie wurden die Zellen allmählich höher und erreichten schließlich eine Höhe von 0,05 mm. Von da nahm die Höhe bis zur Epithelgrenze, wo sie 0,035 mm betrug, wieder allmählich ab, und zwar rascher, als sie zugenommen hatte. Das Epithel war also an der Epithelgrenze niedriger geworden. Die Zellen waren in der Ringwulstanlage so gebogen, dass ihre Konkavität nach vorn gewendet war. Sie standen hier so dicht, dass die Kerne nicht in einer Höhe Platz fanden; indessen waren sie doch zumeist in halber Höhe der Zellen oder um eine Spur der basalen Seite näher als der freien gelegen. — In diesem Stadium haben die innersten Linsenfasern schon die Kerne verloren; die kernlose Masse hat einen Durchmesser von etwa 0,35 mm.

Der älteste Entenembryo, dessen Linsen ich untersuchte, war 17 Tage 20 Stunden alt. Die Maße waren folgende: Äquatorialdurchmesser 2,3 mm, Achse 1,5 mm, Dicke des Epithels am vorderen Pol 0,008 mm, am Äquator 0,07 mm, und an der Epithelgrenze 0,036 mm. Sein Ringwulst war schon viel besser entwickelt (vgl. Taf. XIII, Fig. 9). Die Zellen desselben sind zu kurzen, mäßig gebogenen, mit ihrer Konkavität nach vorn gerichteten Fasern ausgewachsen; ihre

Kerne sind oval und unterscheiden sich dadurch noch von den kugeligen Kernen der Ringwulstfasern der erwachsenen Thiere. Sie sind wie früher so dicht gestellt, dass sie nicht in einfacher Reihe Platz finden; indessen sind sie doch wieder der Mehrzahl nach in halber Höhe des Ringwulstes gelegen. Nach hinten, gegen die Epithelgrenze, nimmt die Dicke des Ringwulstes sehr rasch ab, und die Kerne ordnen sich mehr und mehr zu einer einfachen Reihe; nach vorn wird der Ringwulst nur ganz langsam niedriger, schließlich aber, nachdem er ins gewöhnliche Epithel der Vorderfläche übergegangen ist, ordnen sich auch hier die Kerne in eine einfache Reihe, die der freien, der Linsenfasermasse zugekehrten Seite näher liegt als der basalen. Die kernlose, centrale Masse von Linsenfasern hat jetzt einen Durchmesser von ungefähr 0,77 mm. Darauf folgt eine schmale Zone, in der man die verschiedenen Stufen des Kernschwundes beobachtet, und den Schluss macht eine sehr breite Zone, in der die Kerne noch keine Veränderung zeigen. — Die zweite Linse dieses Embryo habe ich in Äquatorialschnitte zerlegt. An diesen war vor Allem eine Zunahme in der Länge und Regelmäßigkeit der radiären Lamellen zu konstatiren. Ihre Länge betrug ungefähr 0,37 mm; dann kam eine schmale, etwa 0,15 mm breite Übergangszone, und den Rest bildete die Centralfasermasse, für die sich, wie früher, ein Durchmesser von wenig über 1 mm ergab. Die Radiärlamellen waren namentlich in der Nähe der Peripherie der Linse durch dicke Kittlinien von einander getrennt. Ihre Zahl betrug 832; wir werden sehen, dass diese Zahl gut mit der der erwachsenen Ente übereinstimmt, und dass also, wenn überhaupt noch eine Vermehrung der Lamellen erfolgt, dieselbe nur eine ganz unbedeutende ist. —

Die Entwicklung der Linse des Huhnes stimmt in den ersten Stadien so vollständig mit der der Ente überein, dass es überflüssig ist, genauer darauf einzugehen; ich werde daher meine Beobachtungen nur in Form eines kurzen Protokolls mittheilen und nur die späteren Stadien ausführlicher beschreiben.

Embryo mit 17 Urwirbeln: Die Zellen des Ektoderms sind über der Augenblase etwas dichter gestellt, aber es ist noch keine Linsenplatte oder höchstens nur eine Andeutung einer solchen vorhanden. — Embryo mit 18 Urwirbeln: Zeigt wesentlich das gleiche Verhalten. — Embryo mit 20 Urwirbeln: Das Ektoderm ist über der Augenblase deutlich verdickt. Es ist daher in dieses Stadium der Beginn der Linsenbildung zu verlegen. Zu dieser Zeit ist auch beim Huhn die Gehörgrube tief eingesenkt, noch ohne Tendenz sich zu schließen;

ihr Boden berührt die Wand des Medullarrohres. — Embryo mit 21 Urwirbeln: Die Linsenplatte zeigt eine kleine Delle, die schon jetzt dorsalwärts tiefer ist als ventralwärts. Die laterale Wand der Augenblase ist etwas eingebuchtet. — Embryo mit 23 Urwirbeln: Die Delle ist tiefer geworden, im Übrigen aber so beschaffen wie früher. — Embryo mit 25 Urwirbeln: Die Einstülpung hat weitere Fortschritte gemacht; das Linsensäckchen ist etwas tiefer als bei der Ente mit der gleichen Urwirbelzahl. — Embryo mit 27 Urwirbeln: Das Säckchen hat sich noch weiter vertieft; die Einstülpungsöffnung hat jetzt einen Durchmesser von 0,04 mm. — Embryo mit 28 Urwirbeln: Der Durchmesser des Linsensäckchens in dorsoventraler Richtung beträgt 0,167 mm; die Einstülpungsöffnung 0,044 mm. Letztere hat ihre größte Weite erreicht und beginnt sich rasch zu verkleinern. Schon bei einem Embryo mit 30 Urwirbeln ist sie nur mehr 0,013 mm weit; bei einem Embryo mit 31 und einem solchen mit 32 Urwirbeln misst sie höchstens noch 0,008 mm. — Embryo mit 33 Urwirbeln: Die Einstülpungsöffnung ist auf der einen Seite vollkommen, auf der anderen bis auf ein minimales Lumen geschlossen. Vom Hals des Bläschens beginnen sich Zellen abzulösen. Auch das Gehörbläschen steht zu dieser Zeit nur mehr mittels eines fast ganz soliden Stieles mit dem Ektoderm in Verbindung. Linsenbläschen und Gehörbläschen lösen sich also, wie bei der Ente, ungefähr gleichzeitig vom Ektoderm ab. Die mediale Wand des Linsenbläschens ist jetzt schon viel dicker als die laterale. — Embryo mit ungefähr 36 Urwirbeln: Das Bläschen hat sich vollständig vom Ektoderm getrennt. Sein Hals hat sich zurückgebildet, indem ein Theil seiner Zellen sich losgelöst hat und nunmehr, wie bei der Ente, in dem Spaltraum zwischen Ektoderm und Linsenbläschen liegt, während der Rest des Halses mit dem Ektoderm in Verbindung geblieben ist und an demselben eine kleine knötchenförmige Verdickung erzeugt. Diese Stelle scheint sich aber etwas gegen das Bläschen verschoben zu haben, denn sie liegt ungefähr in der halben Höhe desselben. Die mediale Wand des Bläschens ist mehr als doppelt so dick als die laterale; diese ist dort am dünnsten, wo sie mit dem Ektoderm in Verbindung gestanden hat. Das Gehörbläschen hängt jetzt bloß mittels eines sehr dünnen Stieles mit äußerst feinem Lumen mit dem Ektoderm zusammen. — Embryo mit 37—38 Urwirbeln: Die mediale Wand des Bläschens springt polsterartig ins Lumen vor. Sie ist in der Mitte fast dreimal so dick als die laterale. Die Zellen, die sich früher vom Stiel des Bläschens losgelöst haben, sind spärlicher und kleiner

geworden. Die knötchenförmige Verdickung des Ektoderms hat sich abgeflacht, ist aber noch deutlich erkennbar. — Embryo mit ungefähr 40 Urwirbeln: Die Linse bietet wesentlich dasselbe Bild, wie beim vorigen Embryo. In der Höhle des Bläschens liegen einige im Zerfall begriffene Zellen. — Embryo mit ungefähr 45 Urwirbeln: Die Entwicklung der Linsenfasern hat weitere Fortschritte gemacht. Die mediale Wand des Bläschens ist 0,14 mm, die laterale in der Mitte 0,032 mm dick; der Äquatorialdurchmesser beträgt 0,32 mm.

Alle bisher betrachteten Embryonen waren mit Pikrinsäure-Sublimatlösung fixirt; die nächstfolgenden dagegen mit reiner Platinchloridlösung. Diese verursacht aber eine nicht unbeträchtliche Quellung der Linse, und es sind daher die an diesen Linsen gefundenen Maße nur unter einander, nicht aber mit den früher mitgetheilten vergleichbar. Bei einem Embryo von 4 Tagen 4 Stunden fand ich einen Äquatorialdurchmesser von 0,57 mm und eine Achse von 0,35 mm; bei einem Embryo von 4 Tagen 7 Stunden betrugen beide Durchmesser 0,62 und 0,37 mm; bei einem Embryo von 4 Tagen 19 Stunden 0,67 und 0,42 mm, und endlich bei einem Embryo von 5 Tagen 0,83 und 0,51 mm. Bei allen nahm die Dicke des Epithels am Äquator bis zur Epithelgrenze ganz gleichmäßig zu.

Nun folgen Embryonen, die mit Platinchlorid-Sublimatlösung fixirt, und bei denen die Gewebe mindestens eben so gut wie an den mit Pikrinsäure-Sublimatlösung fixirten, erhalten waren. Der erste dieser Embryonen war 6 Tage alt. Der Äquatorialdurchmesser der Linse betrug 0,83, die Achse 0,42 mm, die Dicke des Epithels in der Nähe des vorderen Poles 0,008 mm, am Äquator und an der Epithelgrenze 0,042 mm. Am Äquator waren die Kerne dicht gehäuft, an der Epithelgrenze wurden sie spärlicher und lagen hier ziemlich dicht unter der noch sehr dünnen Kapsel. Hier färbten sich auch die Zellen an ihren basalen Enden viel dunkler als an ihren freien. — Der nächste Embryo war 7 Tage alt. Der Äquatorialdurchmesser betrug ungefähr 1,0 mm; die Länge der Achse und die Dicke des Epithels am vorderen Pol waren nicht mit Sicherheit zu bestimmen. Am Äquator hatte das Epithel eine Höhe von ungefähr 0,05 mm, und an der Epithelgrenze eine solche von 0,07 mm. Aus einer Serie von schiefen Äquatorialschnitten ging hervor, dass sich die Fasern an der Peripherie schon zu kurzen, noch ziemlich unregelmäßigen radiären Lamellen zu ordnen begonnen hatten. — Wie aus den für die Dicke des Epithels angeführten Maßen hervorgeht, war bei beiden Embryonen das Epithel beim Übergang in die Linsenfasermasse noch eben so dick

oder selbst dicker als am Äquator, und es besaßen also die Linsen noch keine Anlage eines Ringwulstes.

Der jüngste Embryo, der eine solche ganz unzweideutig erkennen ließ, war 8 Tage alt. Demnach ist der Beginn der Ringwulstentwicklung beim Huhn in das Ende des achten oder den Anfang des neunten Tages zu verlegen. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, dass der Ringwulst beim Huhn relativ früher auftritt als bei der Ente; denn Entenembryonen entwickeln sich bekanntlich langsamer als Hühnerembryonen, und ein Entenembryo von 10—12 Tagen kann ganz wohl einem Hühnerembryo von 8—9 Tagen entsprechen.

Ich habe beim Huhn vier Stadien der Entwicklung des Ringwulstes untersucht, nämlich bei Embryonen von 8 Tagen, 9 Tagen 6 Stunden, 13 Tagen 20 Stunden und 21 Tagen 5 Stunden. Der letzte Embryo stand also unmittelbar vor dem Ausschlüpfen.

Ich gebe zunächst eine Übersicht über die an den Linsen gefundenen Maße:

Alter des Embryo	Äqu. Durchm.	Achse	Dicke des Epithels in mm: am vorderen Pol	in der Mitte d. Ringwulst.	an der Epithelgrenze
8 Tage	1,32	0,7	0,012	0,064	0,05
9 » 6 Stunden	1,45	0,82	0,008	0,076	0,047
13 » 20 »	1,92	1,15	0,008	0,086	0,042
21 » 5 »	2,55	1,7	0,007	0,176	ca. 0,055

Aus diesen Maßen kann man vor Allem ersehen, in welcher Weise die Linse in der Richtung ihrer beiden Durchmesser wächst; ferner sieht man daraus, dass die Dicke des Epithels in der Mitte der Vorderfläche langsam abnimmt, während andererseits der Ringwulst rasch an Höhe gewinnt. Die geringen Schwankungen, welche die Höhe des Epithels an der Epithelgrenze zeigt, scheinen mir von keinem weiteren Belange zu sein.

Im Detail zeigten die Linsen dieser Embryonen folgende Eigenthümlichkeiten.

In der Ringwulstanlage des 8 Tage alten Embryo waren die Kerne ungemein dicht gehäuft, so dass sie nicht in einer Höhe Platz fanden; indessen waren sie doch im Allgemeinen der basalen Seite etwas näher gelegen als der freien. Die Zellen des Ringwulstes ließen eine deutliche polare Differenzirung erkennen, die darin zum Ausdruck kam, dass sie sich außen viel intensiver färbten als innen. Gegen die Epithelgrenze nahm die Menge der Kerne allmählich ab.



Textfig. 43.

Theilungsfiguren konnte ich nur in der vorderen Hälfte des Ringwulstes finden; sie standen alle dicht unter der inneren Oberfläche, und zugleich so, dass die Theilungsachsen mehr oder weniger parallel derselben gerichtet waren. Aber ich muss es dahingestellt sein lassen, ob dieser Richtung der Theilungsachsen eine tiefere Bedeutung zukommt, oder ob sie nur als zufälliger Befund zu gelten hat. Einen Meridionalschnitt durch den Ringwulst dieser Linse habe ich in Textfig. 43 skizzirt. — Die Anschnitte

Textfig. 44.

der Linsen ließen erkennen, dass die Zone der meridionalen Reihen schon eine beträchtliche Breite besaß, dass die Reihen selbst durchaus regelmäßig neben einander standen, und dass jede Reihe aus mindestens acht, wahrscheinlich aber aus mehr Zellen bestand. Mit dieser Regelmäßigkeit der meridionalen Reihen stimmen auch die Bilder überein, welche die Äquatorialschnitte, in die ich die zweite Linse dieses Embryo zerlegt hatte, aufwiesen; ein Stück eines solchen Schnittes ist in Textfig. 44 dargestellt. Man sieht an demselben, dass auch jetzt noch weitaus die Hauptmasse der ganzen Linse von den ungeordneten centralen Fasern eingenommen wird. Die Querschnitte dieser Fasern sind unregelmäßig, einzelne von ganz besonderer Größe. — Weiter nach außen beginnen sich die Fasern zu radiären Lamellen zu ordnen und die Form sechsseitiger Prismen anzunehmen, die allerdings zunächst noch recht unregelmäßige Querschnitte besitzen. Die radiären Lamellen dieser Übergangszone lassen Theilungen und Intercalationen, ja selbst hier und da Verschmelzungen erkennen. — Noch weiter nach außen werden die Lamellen regelmäßiger und, wenn auch diese Regelmäßigkeit noch nicht so groß ist, wie in den Linsen der erwachsenen Thiere, so sticht diese Zone doch schon jetzt sehr auffallend gegen die Übergangszone ab. Es ist ungemein wahrscheinlich, dass, wenn überhaupt in der Folge noch eine Zunahme der Zahl der Lamellen eintritt, diese doch nur eine ganz unbedeutende ist und im Vergleich mit der Gesammtzahl der Lamellen gar nicht in Betracht kommt. Es ist mir zwar nicht gelungen, mit voller Sicherheit die Lamellen zu zählen, aber ich darf doch sagen, dass ihre Zahl zwischen 660 und 680 beträgt. Diese Zahl stimmt, wie wir sehen werden, mit der Zahl, die man in der Linse des erwachsenen Huhnes findet, gut überein. — Die Fasern besitzen zu dieser Zeit noch durchweg Kerne. Freilich sind auf Äquatorialschnitten stets nur in einem Theil der Faserquerschnitte Kerne nachzuweisen. Die Kerne der centralsten Fasern zeigen bereits die Erscheinungen des beginnenden Kernschwundes. — Ich schätze den Durchmesser der Centralfasermasse auf 0,8 mm, die Dicke der Übergangszone auf wenig über 0,1 mm, und die Länge der Radiärlamellen auf etwa 0,12 mm.

Über die Linse des 9 Tage 6 Stunden alten Embryo brauche ich nicht viel zu sagen. Das Anwachsen des Ringwulstes kann aus den oben angeführten Maßen ersehen werden. Die polare Differenzirung der jungen Ringwulstfasern war auch an dieser Linse deutlich zu erkennen. Die Kerne verhielten sich so wie früher. Auch in diesem Stadium hatten noch alle Linsenfasern Kerne.

Viel weiter entwickelt war der Ringwulst bei dem 13 Tage



Textfig. 45.

20 Stunden alten Embryo. Eine Skizze desselben giebt die Textfig. 45. Ich kann mich daher darauf beschränken, darauf aufmerksam zu machen, dass der Ringwulst nicht bloß in der Dicke, sondern namentlich auch in der Breite sehr erheblich zugenommen hat. Die Lage und Anordnung der Kerne war wesentlich so wie in den beiden vorigen Stadien.

Textfig. 46.

Bei dem Embryo von 21 Tagen 5 Stunden endlich war der

Ringwulst schon wesentlich so gebaut, wie beim erwachsenen Thier (s. Textfig. 46). Die Kerne waren relativ spärlich und bildeten in ihrer Gesammtheit einen flachen Bogen, der sich in der Mitte des Ringwulstes am meisten von der Oberfläche entfernte, vorn und hinten dagegen sich derselben näherte. Gegen die Epithelgrenze wurden die Fasern nicht bloß kürzer, sondern auch breiter, und die Kerne lagen hier in einfacher Reihe. — Die zweite Linse dieses Embryo habe ich in Äquatorialschnitte zerlegt. Die Radiärlamellen waren hier gut zu zählen; ich fand ihrer 642. Die Centralfasern hatten die Kerne verloren. Eben so waren auch in der Übergangszone nur hier und da noch Kerne vorhanden. Weiter nach außen waren dann die verschiedenen Stadien des Kernschwundes zu beobachten. Die Centralfasermasse hatte einen Durchmesser von 0,8—0,9 mm; die Länge der Radiärlamellen betrug ungefähr 0,55—0,60 mm. Die Dicke der Kapsel betrug in der Nähe des vorderen Poles 0,001 mm, über der vorderen Hälfte des Ringwulstes 0,005 mm, in der Peripherie der hinteren Fläche 0,002 und in der Nähe des hinteren Poles 0,001 mm.

Was die Litteratur betrifft, so stehe ich vor der Alternative, entweder eine vollständige, aber ziemlich unfruchtbare und langweilige, oder aber eine unvollständige, nur die wichtigsten Arbeiten berücksichtigende Darstellung zu geben. Im ersten Fall müsste ich nicht bloß die speciell über die Entwicklung des Auges erschienenen Arbeiten berücksichtigen, sondern auch die meisten Lehrbücher und zahlreiche Abhandlungen oder Schriften, welche, wie z. B. »Unsere Körperform« von His nur ganz nebenher auch auf die Entwicklung der Linse Bezug nehmen. Es würde dann die Kritik oft nicht gerade zur Freude der betreffenden Autoren ausfallen. Ich ziehe es vor, den zweiten Weg zu gehen und nur die wichtigsten Etappen in der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse der Linsenbildung zu besprechen.

Bekanntlich wird Huschke[1] als derjenige Autor citirt, der die Entwicklung der Linse »durch Einstülpung des äußeren Hautsystems« entdeckte. Indessen ist es von einigem historischen Interesse, dass Huschke aus dem Linsenbläschen nur die Kapsel hervorgehen ließ, nicht aber den »Humor crystallinus« oder den »Linsenstoff«, wie man

[1] E. Huschke, Über die erste Entwicklung des Auges und die damit zusammenhängende Cyklopie. Meckel's Archiv für Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1832.

damals die Substanz der Linse nannte; diese sollte nur eine »Absonderung« der Linsenkapsel sein. Der Erste, der eine durchaus klare und in allen wesentlichen Punkten richtige Darstellung der Linsenentwicklung des Huhnes gab, war REMAK[1]. Er hat auch zuerst auf Grund seiner Untersuchungen das »Bildungsgesetz der Linse« aufgestellt, nach welchem das Epithel aus der lateralen, die Linsenfasern aus der medialen Wand des Linsenbläschens entstehen. Auch war er der Erste, der die »Kernzone« H. MEYER's entwicklungsgeschichtlich richtig deutete. Fast Alles, was dann später von BABUCHIN[2], MANZ[3], LIEBERKÜHN[4], KÖLLIKER[5], SERNOFF[6] u. A. über die Entwicklung der Vogellinse mitgetheilt wurde, bestätigte die Angaben REMAK's und brachte zugleich ein mehr oder minder reiches Detail. So war z. B. LIEBERKÜHN der Erste, der die Linsenanlage des Huhnes als ein dorsalwärts gerichtetes Säckchen richtig zur Darstellung brachte. Aber Alles, was diese Forscher zu Tage förderten, wurde von KESSLER[7] weit übertroffen. Er hat nicht bloß die erste Entwicklung der Linse, sondern auch ihre ganze weitere Ausbildung der Hauptsache nach richtig erkannt; er war zugleich der Erste, der die Entwicklung des Ringwulstes untersuchte. Während KÖLLIKER[8] noch der Ansicht war, dass »die eigenthümlichen Fasern, welche BRÜCKE seiner Zeit am Rande der Linse der Vögel beschrieben hat, nichts, als sich entwickelnde Linsenfasern« seien, zeigte KESSLER, dass sie aus einem Theil des Epithels der äußeren Wand des Linsenbläschens

[1] R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855. Vgl. namentlich p. 34 u. 91.

[2] BABUCHIN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges, besonders der Retina. Würzburger naturwissensch. Zeitschr. Bd. IV. 1863 und: Ders. Vergleichend-histologische Studien. Ebenda. Bd. V. 1864.

[3] MANZ, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges in A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Bd. Anatomie u. Physiologie. Leipzig 1874.

[4] N. LIEBERKÜHN, Über das Auge des Wirbelthierembryo. Schriften der Ges. zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. Bd. X. Kassel 1872.

[5] A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861. 2. Aufl. 1879. — Ders., Handbuch der Gewebelehre. Leipzig. 5. Aufl. 1867.

[6] SERNOFF, Über die Entwicklung der Linsenkapsel, in der russischen kriegsärztlichen Zeitschr. Jahrg. 1871. Ist mir nur aus KESSLER's Arbeit bekannt, die eine Übersetzung der wichtigsten Stellen bringt.

[7] L. KESSLER, Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

[8] A. KÖLLIKER, Über die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1855. Bd. VI. p. 143.

entstehen, und dass der von ihnen zusammengesetzte Ringwulst stets eine gegen die eigentliche Linsenfasermasse deutlich abgesetzte Bildung darstellt. In der That hat Kessler Alles geleistet, was mit Hilfe der damaligen Methoden geleistet werden konnte, und es wurde durch ihn die Lehre von der Entwicklung der Vogellinse zu einem gewissen Abschlusse gebracht.

Meine Darstellung unterscheidet sich, abgesehen davon, dass sie ziemlich viel neues Detail bringt, nur in wenigen wichtigeren Punkten von der seinen. Die wichtigsten Differenzpunkte sind folgende. Kessler hält die Wand des Linsensäckchens und dann auch noch die Wand des abgeschnürten Bläschens für mehrschichtig. Die bildliche Darstellung, die er davon giebt, entspricht indessen nicht ganz dem thatsächlichen Verhalten, indem nach derselben die Kerne ganz gleichmäßig in der Wand vertheilt sein sollen. Ich habe dagegen gezeigt, dass die Kerne an der basalen Seite viel dichter stehen als sonst, und habe auf Grund dieser Erscheinung, sowie auch auf Grund der sehr charakteristischen Stellung der Theilungsfiguren, die derjenigen in einschichtigen Cylinderepithelien entspricht, die Auffassung vertreten, dass die Wand einschichtig sei. Übrigens habe ich auf die Schwierigkeiten einer sicheren Entscheidung dieser Frage hingewiesen. Die übrigen Differenzen betreffen fast nur die Entwicklung des Ringwulstes. Von den Fasern desselben sagt Kessler: »Anfangs vollkommen jenseits (distalwärts) vom Linsenäquator liegend, rücken diese ‚radialen Fasern' (H. Müller) allmählich immer mehr unter den Äquator — oder vielmehr wohl in Folge der durch ihr Auswachsen herbeigeführten Formveränderung der Linse der Äquator auf den von ihnen gebildeten Ring distalwärts vor, so dass sie im völlig entwickelten Auge ziemlich zu gleichen Theilen in der proximalen und distalen Hälfte der Linse liegen.« Die letztere Angabe ist nicht richtig. Der Ringwulst ist beim Huhn auch später nicht »ziemlich zu gleichen Theilen« vor und hinter dem Äquator vertheilt, sondern seine Hauptmasse liegt stets vor demselben. Ferner meint Kessler, dass sich die Ringwulstfasern »durch nichts als durch ihre etwas spätere Entwicklung und ihre Stellung von den speciell so genannten »Linsenfasern« unterscheiden. Hätte Kessler nicht auch, wie er es thatsächlich gethan hat, den Ringwulst des erwachsenen Huhnes untersucht, so würde mir diese Angabe erklärlicher sein; denn durch nicht ganz geeignete Methoden mag vielleicht bei Embryonen eine gewisse Ähnlichkeit zwischen den Ringwulstfasern und den eigentlichen Linsenfasern hervorgerufen werden. Die Untersuchung

des vollkommen entwickelten Ringwulstes muss aber auf jeden Fall die Überzeugung aufdrängen, dass seine Fasern stets eine sehr ausgesprochene polare Differenzirung zur Schau tragen, und dass ihr Bau von dem der eigentlichen Linsenfasern sehr wesentlich verschieden ist.

In einem anderen, sehr wichtigen und viel besprochenen Punkte finde ich mich aber wieder in voller Übereinstimmung mit KESSLER. Ich meine die Entwicklung der Linsenkapsel. Ich bin in der Beschreibung der Entwicklung der Linse auf diesen Gegenstand absichtlich nicht eingegangen, weil ich nur eine Wiederholung dessen hätte bringen können, was schon KESSLER gebracht hat. In der That muss sich Jeder, der die Entwicklung der Linse des Huhnes oder der Ente aufmerksam untersucht, mit KESSLER sagen, dass »überhaupt das Material zu einer Entwicklung der Linsenkapsel aus Zellen, resp. Bindegewebe fehlt«, und dass schon aus diesem Grunde die Linsenkapsel nichts Anderes als »ein Ausscheidungsprodukt der die Linse konstituirenden Zellen« sein kann. Wie die Linsenkapsel der übrigen Wirbelthiere halte ich daher auch die der Vögel für eine Basalmembran der Linse, von dieser selbst zur Ausscheidung gebracht. Dadurch schließe ich mich zugleich KÖLLIKER an, der schon vor KESSLER diese Auffassung vertreten hat; ich setze mich aber in Gegensatz zu LIEBERKÜHN und SERNOFF, die die Linsenkapsel von dem Bindegewebe des Kopfmesoderms (der sog. Kopfplatten) ableiten zu müssen glaubten. Auch KEIBEL[1] hat sich unlängst gegen RUBATTEL[2] der Auffassung KESSLER's angeschlossen.

B. Bau. Die Linsen der Vögel bieten eine ähnliche Mannigfaltigkeit der Form, wie die der Reptilien, nur fehlen so kugelige Linsen, wie sie die Nattern und Vipern besitzen, vollständig. Dafür treten aber bei den Schwalben und Seglern Linsen von so eigenthümlicher Form auf, wie sie sonst nirgends wieder angetroffen werden.

Ich gebe zunächst wieder eine Übersicht der untersuchten Arten.

I. Ratitae.

Apteryges, Kiwis . . . . . . Apteryx australis, Kiwi.

II. Carinatae.

Natatores, Schwimmvögel . { Anser cinereus, Gans. / Anas boschas dom., Ente.

[1] FR. KEIBEL, Zur Entwicklung des Glaskörpers. Arch. f. Anat. u. Entw. 1886.

[2] R. RUBATTEL, Recherches sur le Developpement du Crystallin. Genève 1885. Nach KEIBEL citirt.

Scansores, Klettervögel . .	Palaeornis torquatus, Halsbandsittich. Melopsittacus undulatus, Wellensittich.
Gallinacei, Hühnervögel. .	Gallus domesticus, Haushuhn. Tetrao tetrix, Birkhuhn. Bonasia sylvestris, Haselhuhn.
Columbinae, Tauben	Columba livia domest., Haustaube.
Raptatores, Raubvögel. . .	Athene noctua, Steinkäuzchen. Otus sylvestris, Waldeule. Astur palumbarius, Hühnerhabicht.
Passeres, Gangvögel	Corvus corone, Krähe. Garrulus glandarius, Nussheher. Emberiza hortulana, Feldammer. Fringilla coelebs, Buchfink. Pyrrhula vulgaris, Gimpel. Carduelis elegans, Stieglitz. Alauda arvensis, Feldlerche. Hirundo rustica, Rauchschwalbe. Hirundo riparia, Uferschwalbe. Hirundo urbica, Stadtschwalbe. Cypselus apus, Mauersegler oder Thurmschwalbe.

Mit Ausnahme der Linsen des Kiwi waren alle in der gleichen Weise fixirt worden, wie die Linsen der Reptilien. Die Behandlung erfordert große Vorsicht, da die Linsen der Vögel noch weicher sind als die der Reptilien. Der leiseste Druck genügt, um ihre Form zu verändern oder die Kapsel einzureißen und dadurch die Fasern in Unordnung zu bringen. Man muss es daher ängstlich vermeiden, die Linsen vor der Fixirung zu berühren. — Legt man eine Linse, zusammen mit der vorderen Bulbushälfte, in die Fixirungsflüssigkeit, so trübt sich zuerst der Ringwulst, und die eigentliche Linsenfasermasse folgt zuweilen erst sehr spät nach. Es scheint dies auf eine chemische Verschiedenheit zwischen Ringwulst und Linsenfasermasse hinzuweisen.

Die Linsen des Kiwi stammten von einem Spiritusexemplar. Der Händler hatte mich versichert, dass das Thier lebend in starken Spiritus gesteckt worden war. Die Bulbi waren stark verschrumpft,

die Linsen schienen aber, so weit sich dies beurtheilen ließ, in ihrer Form gut erhalten zu sein.

Alle Linsen gehörten erwachsenen oder nahezu erwachsenen Thieren an, mit Ausnahme derjenigen der Waldeule, die einem jungen, aber schon vollkommen befiederten Thiere entnommen waren.

Die beigegebenen Skizzen sind sämmtlich so orientirt, dass die äußere Fläche nach links, die innere nach rechts gewendet ist. Sie wurden durchweg vor dem Einbetten angefertigt; eine Ausnahme machte nur die Linse des Hühnerhabichts, die nach einem Meridionalschnitt gezeichnet ist. Da der Schnitt vortrefflich gelungen war, glaube ich annehmen zu dürfen, dass die Skizze die Form der Linse gut wiedergiebt. Die Skizze würde aber größer ausgefallen sein, wenn sie vor dem Einbetten angefertigt worden wäre.

Die Linsen des Kiwi sind relativ klein, und sehen Eidechsenlinsen zum Verwechseln ähnlich. Das Gleiche gilt von den Linsen der Papageien (Textfig. 47 u. 48). Wie bei den Eidechsen sind auch hier die Linsen außen viel weniger gewölbt als innen; der Äquator ist scharf markirt und die Äquatorialebene schneidet die Linsenachse weit vor dem Centrum der Linse. Wie die Linsen der verschiedenen Eidechsenarten tragen auch die Linsen der beiden Papageienarten eine große Familienähnlichkeit zur Schau.

Dasselbe gilt von den Linsen der Ente und der Gans (Textfig. 49 u. 50). Sie sind, wie die der Papageien, vorn weniger gewölbt als hinten, aber die vordere Wölbung ist stärker, die hintere schwächer als bei diesen. Der Äquator ist leidlich gut markirt und die Äquatorialebene fällt vor das Centrum der Linse; allerdings weniger weit als bei den Papageien.

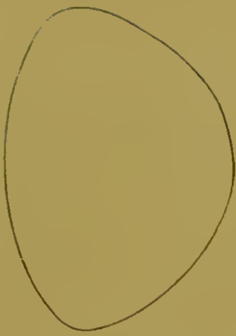
Auch die Linsen der hühnerartigen Vögel (Textfig. 51—53) sind, so verschieden sie auch von den bisher betrachteten aussehen, unter einander in hohem Grade ähnlich. Sie sind durch große Flachheit ausgezeichnet; indessen ist auch bei ihnen die vordere Fläche weniger gewölbt als die hintere. Der Äquator ist ziemlich deutlich erkennbar und die Äquatorialebene schneidet die Achse etwas vor dem Centrum der Linse.

Die Linse der Tauben (Textfig. 54 *a*—*d*) zeigt eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit der der Hühner, nur ist sie noch etwas flacher. Der Wölbungsunterschied der beiden Flächen ist gering, immerhin ist aber der Krümmungsradius der vorderen Fläche etwas größer als der der hinteren. Der Äquator ist deutlich markirt und die Äquatorialebene fällt etwas vor das Centrum der Linse. Aus den vier

Skizzen ist zu entnehmen, wie groß der Grad der individuellen Verschiedenheit ist; die Linsen waren zu gleicher Zeit und in der gleichen Flüssigkeit fixirt worden, und doch weisen sie sowohl in der Wölbung ihrer Flächen, als in der Länge ihrer Durchmesser erhebliche Unterschiede auf. Ich weiß nicht, ob und in wie weit diese Unterschiede verschiedenen Accommodationszuständen entsprechen. Trotz ihrer Verschiedenheit sind sie aber alle sofort als Taubenlinsen erkennbar und von allen anderen Vogellinsen unterscheidbar.

Die Linsen der Raubvögel scheiden sich in zwei Gruppen. Die der Tagraubvögel (Textfig. 55) sind vorn und hinten fast plan und nur in der Mitte springt auf beiden Flächen ein kleiner Buckel hervor. Der Buckel der Hinterfläche ist etwas größer als der der Vorderfläche. Der Äquator ist in keiner Weise markirt. Bei den Nachtraubvögeln dagegen (Textfig. 56) sind beide Flächen ziemlich stark gewölbt; die vordere stärker als die hintere. Der Äquator ist deutlich erkennbar und die durch ihn gelegte Ebene schneidet die Achse hinter dem Centrum der Linse. Zugleich zeichnen sich diese Linsen durch ihre außerordentliche Größe aus. Ein Steinkäuzchen ist bekanntlich kaum größer als eine Taube, und doch haben seine Linsen ein Volum, das das der Taubenlinsen um mehr als das Fünffache übertrifft. Es erinnert uns diese Thatsache an die außerordentliche Größe der Linsen des Gecko und der Chimaera und legt uns die Vermuthung nahe, dass dieser Erscheinung eine gemeinsame Ursache zu Grunde liegen könnte. Nun sind die Eulen und der Gecko bekanntlich nächtliche Thiere, und auch Chimaera kann in gewissem Sinne als solches bezeichnet werden; denn sie lebt in großen Tiefen, in Tiefen, in welche nur wenig Licht dringt. Bei absolutem Mangel an Licht bilden sich die Linse und das ganze Auge zurück, sie werden rudimentär und die Thiere erblinden; bei geringer Lichtmenge dagegen nimmt die Linse mitunter ganz kolossale Dimensionen an und, da gleichzeitig die Pupille ungemein weit oder wenigstens erweiterungsfähig wird, so wird dadurch die Möglichkeit gegeben, dass eine relativ große Menge von Lichtstrahlen in das Auge dringt. Ganz allgemein scheint aber diese Beziehung zwischen der Lebensweise der Thiere und der Größe ihrer Linsen nicht zu sein. Wenigstens wird angegeben, dass der Kiwi ein nächtliches Leben führe, und doch sind, wie erwähnt, seine Linsen relativ klein. Ich werde auf diesen Gegenstand in den allgemeinen Betrachtungen wieder zurückkommen.

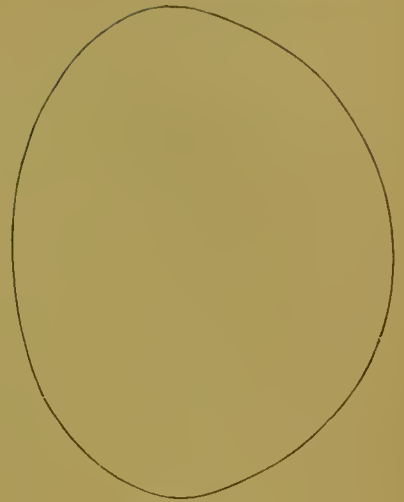
Die Linsen der Gangvögel sind alle vorn und hinten mehr oder weniger abgeflacht. Dabei springt häufig auf beiden Flächen oder



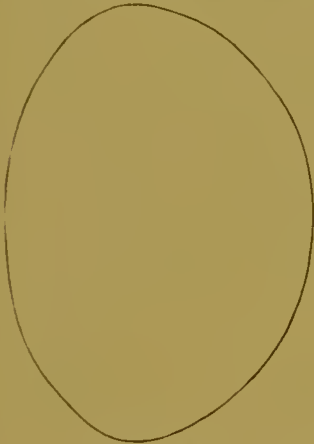
Textfig. 47.
Halsbandsittich (Palaeornis torquatus).



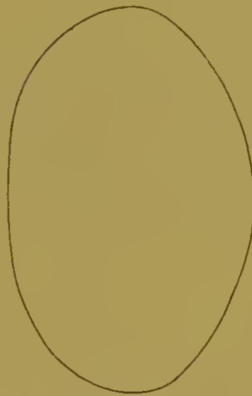
Textfig. 48.
Wellensittich (Melopsittacus undulatus).



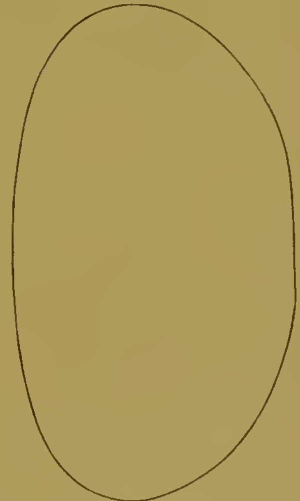
Textfig. 49.
Ente (Anas boschas dom.).



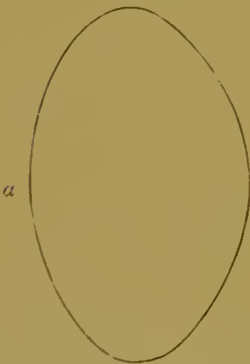
Textfig. 50.
Gans (Anser cinereus).

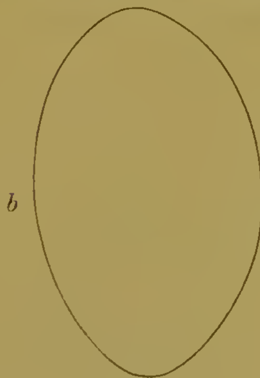


Textfig. 51.
Haushuhn (Gallus domesticus).

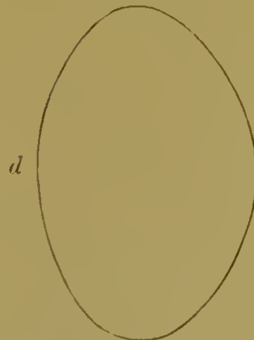


Textfig. 52.
Birkhuhn (Tetrao tetrix).

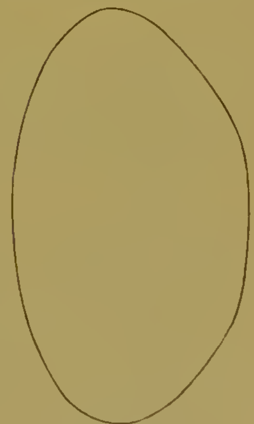






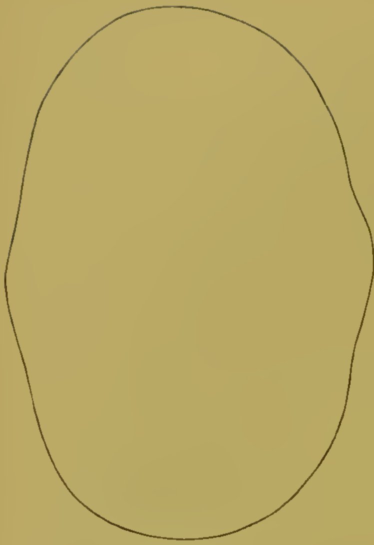


Textfig. 54 *a—d*. Haustaube (Columba domestica).

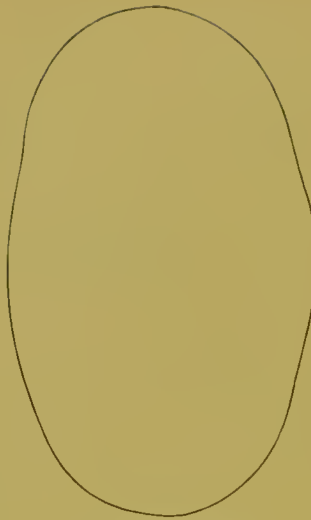


Textfig. 53.
Haselhuhn (Bonasia sylvestris).

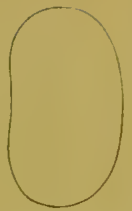
Die Figuren 47—67 sind bei ein und derselben Vergrößerung gezeichnet.



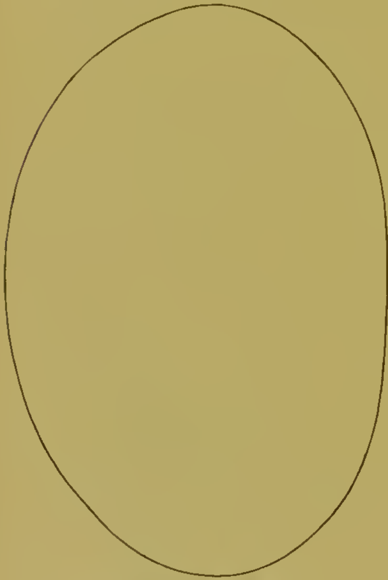
Textfig. 55.
Hühnerhabicht (Astur palumbarius).



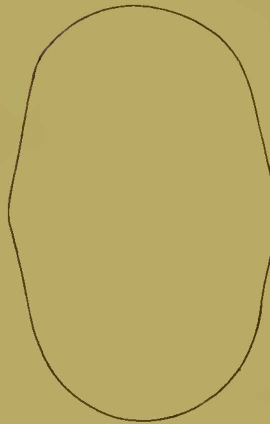
Textfig. 57.
Krähe (Corvus corone).



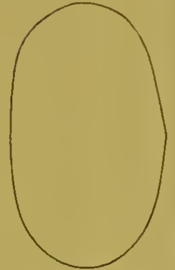
Textfig. 59.
Stieglitz (Carduelis elegans).



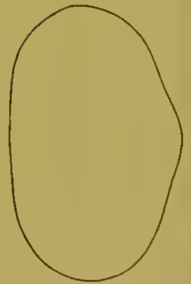
Textfig. 56.
Steinkäuzchen (Athene noctua).



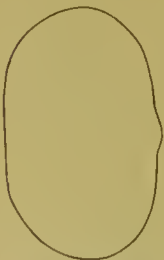
Textfig. 58.
Nusshcher (Garrulus glandarius).



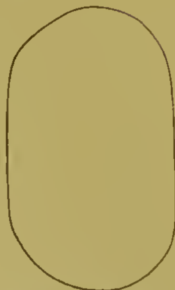
Textfig. 60.
Feldammer (Emberiza hortulana).



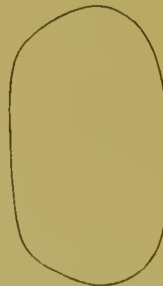
Textfig. 61.
Gimpel (Pyrrhula vulgaris).



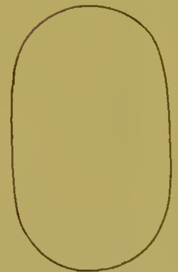
Textfig. 62.
Buchfink (Fringilla coelobs).



Textfig. 63.
Feldlerche (Alauda arvensis).



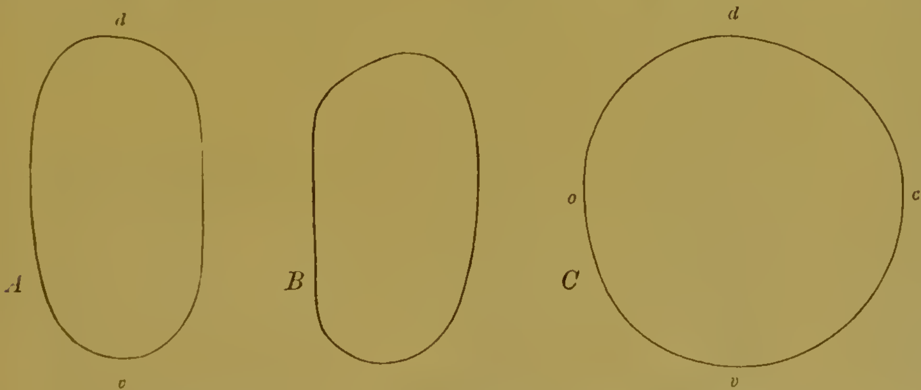
Textfig. 64.
Uferschwalbe (Hirundo riparia).



Textfig. 65.
Rauchschwalbe (Hirundo rustica).

nur hinten ein kleiner Buckel vor. So verhalten sich nicht bloß die großen Formen, wie die Krähe (Textfig. 57) und der Nusshelier (Textfig. 58), sondern auch die kleinen, vor Allem die Singvögel, wie der Feldammer (Textfig. 60), der Gimpel (Textfig. 61) und der Buchfink (Fig. 62). Beim Stieglitz fand ich sogar einmal die Vorderfläche mäßig konkav (Textfig. 59); in einem zweiten Fall war sie aber ganz plan. Typisch planparallele Linsen besitzt die Feldlerche (Textfig. 63). Der Äquator ist ausnahmslos abgerundet; seine Wölbung fällt entweder nach vorn und hinten gleichmäßig ab oder nach hinten steiler als nach vorn.

Ganz merkwürdig sind die Linsen der Schwalben und namentlich der Segler geformt. Schon bei der Untersuchung der Rauch- und der Uferschwalbe fiel es mir auf, dass die Linsen nur in einer ganz bestimmten Ansicht symmetrische Bilder geben (Textfig. 64 u. 65); ich achtete nun bei der Untersuchung einer Hausschwalbe

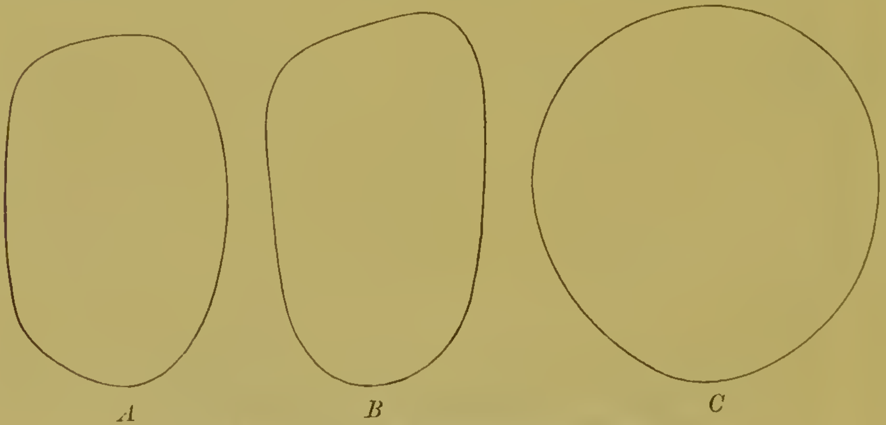


Textfig. 66 *A—C*. Stadtschwalbe (Hirundo urbica).
A, Oral- oder Caudalansicht. *B*, Ventralansicht. *C*, Ansicht vom medialen Pol.
d dorsal, *v* ventral, *o* oral, *c* caudal.

genauer darauf und erhielt in Oral- oder Caudalansicht das Bild der Textfig. 66 *A*, in Ventralansicht dagegen das der Textfig. 66 *B*. Die beiden Skizzen sind, wie alle bisherigen, so orientirt, dass die äußere Fläche nach links, die innere nach rechts gekehrt ist. Vom medialen Pol aus betrachtet, sieht die Linse so aus, wie sie in der Textfig. 66 *C* gezeichnet ist. Die Linse ist also nicht vollkommen radiär-symmetrisch, der Äquator ist kein Kreis und der Dorsoventraldurchmesser ist um eine Spur länger als der Durchmesser in oral-caudaler Richtung. — Noch viel auffallender ist aber die Asymmetrie an den Linsen des Mauerseglers. Dieselben geben in einer Ansicht das Bild der Textfig. 67 *A*, in der darauf senkrechten Richtung das der Textfig. 67 *B*. In der Ansicht von der medialen Fläche

sehen sie so aus, wie sie die Textfig. 67 *C* zeigt. Äußere und innere Fläche der Linse sind also plan oder nahezu plan (vgl. Textfig. 67 *B*), sie stehen aber nicht parallel zu einander, sondern schief. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Skizzen die wahre Form der Linsen richtig wiedergeben. Denn abgesehen davon, dass beide Linsen genau die gleiche Asymmetrie zeigten, konnte ich mich, nachdem ich vor der Fixirung den Bulbus im Äquator durchschnitten hatte, mit voller Sicherheit überzeugen, dass die Linse auch im frischen Zustande die in der Skizze Textfig. 67 *C* wiedergegebene Form zeigte. — Diese Linsen gehören wohl zu den merkwürdigsten, die sich denken lassen: Linsen ohne radiäre Symmetrie, mit schief gegen einander gestellten Endflächen.

Es scheint mir, dass es möglich sein müsste, bei den Schwalben und Seglern die Linse des rechten Auges von der des linken zu unterscheiden. Leider kann ich aber darüber nichts Bestimmtes mit-



Textfig. 67 *A*—*C*. Mauersegler (Cypselus apus).
A, Seitenansicht. *B*, senkrecht darauf. *C*, Polansicht.

theilen. Wie wir sehen werden, bestehen Gründe zur Annahme, dass auch bei den anderen Vögeln die Form der Linse nicht immer eine ganz genau radiär-symmetrische ist; jedoch ist hier die Störung der Symmetrie eine so unbedeutende, dass sie bei der Betrachtung der Linse von außen nicht in die Augen fällt.

Wenn wir die Linsen der Vögel nach ihrer Form in eine Reihe bringen wollen, so müssen wir an das eine Ende die Linsen des Kiwi und der Papageien stellen, die noch den Eidechsentypus rein zur Anschauung bringen, an das andere die Linsen der Segler, die sich von dem gewöhnlichen Typus einer Wirbelthierlinse möglichst weit entfernen.

An keiner der untersuchten Linsen war eine Naht zu sehen; die Linsenfasern treten also, ähnlich wie bei den Sauriern, sich allmählich verjüngend, vorn und hinten mit ihren zugespitzten Enden direkt an die Linsenachse heran.

Die Maße der untersuchten Linsen und die daraus berechneten Indices sind folgende:

	Äquat. Durchm. in mm	Achse in mm	Index
Palaeornis torquatus	4,82	3,41	1,41
Melopsittacus undulatus	3,03	2,34	1,29
Anas boschas domest.	7,19	5,53	1,30
Anser cinereus	6,49	4,55	1,42
Gallus domesticus	5,69	3,63	1,56
Tetrao tetrix	7,30	4,14	1,76
Bonasia sylvestris	6,14	3,45	1,78
Columbia livia domestica *a*	5,46	3,36	1,62
» » » *b*	5,25	3,25	1,61
» » » *c*	4,86	3,26	1,49
» » » *d*	4,93	3,24	1,52
Astur palumbarius	8,44	5,83	1,44
Athene noctua	9,03	6,07	1,48
Otus sylvestris	11,50	9,00	1,27
Corvus corone	8,09	4,91	1,64
Garrulus glandarius	6,62	4,21	1,57
Carduelis elegans	3,18	1,80	1,76
Emberiza hortulana	4,24	2,52	1,68
Pyrrhula vulgaris	4,41	2,76	1,59
Fringilla coelebs	4,05	2,50	1,62
Alauda arvensis	4,46	2,67	1,67
Hirundo riparia	4,41	2,47	1,78
» rustica	4,24	2,56	1,65
» urbica	(4,68) 4,55	2,45	1,85[1]
Cypselus apus	(5,89) 5,49	3,30	1,66

Da die Indices nur das Verhältnis der beiden Durchmesser zum Ausdruck bringen, so ist klar, dass zwei oder mehrere Linsen bei gleichem oder nahezu gleichem Index doch sehr verschiedene Formen besitzen können. So haben denn auch z. B. die Linsen des Hals-

[1] Der Berechnung des Index ist bei Hirundo urbica und Cypselus apus der kürzere Äquatorialdurchmesser zu Grunde gelegt.

bandpapageis, der Gans und des Hühnerhabichts nahezu den gleichen Index, und doch ist ihre Form sehr verschieden; dasselbe gilt von den Linsen des Wellenpapageis und der Waldeule oder von den Linsen des Birkhuhns und des Stieglitzes. Wie sehr schon eine geringe Änderung der Form den Index beeinflusst, sieht man an dem Beispiel der Haustaube; obwohl die vier skizzirten Linsen wesentlich die gleiche Form besitzen, schwanken doch ihre Indices zwischen 1,49 und 1,62 mm. —

Trotz der großen Verschiedenheit der Form zeigen die Vogellinsen doch eine weitgehende Übereinstimmung des inneren Baues. Es dokumentirt sich darin wieder die schon von vielen Seiten hervorgehobene »auffallende Einförmigkeit der inneren Organisation« dieser Thierklasse (Haeckel). Linsen, wie die der Schlangen, mit einem Epithelpolster an der äußeren Fläche, fehlen hier ganz; aber auch Linsen mit so geringem Ringwulst, wie sie z. B. die Krokodile besitzen, kommen bei den Vögeln nicht vor.

Von allen untersuchten Linsen besitzen die des Kiwi den kleinsten Ringwulst. Derselbe hat eine Höhe von 0,07 und eine Breite von etwa 0,43 mm. Höhe und Breite verhalten sich also zu einander wie 1 : 6,1. Der Äquatorialdurchmesser war an den beiden Linsen schwer mit Sicherheit zu bestimmen; ich schätze ihn auf ungefähr 3,2 mm. Der Ringwulst erreicht seine größte Höhe etwas hinter der Mitte; seine Zellen scheinen nur zum Theil an ihrem unteren Ende in kolbenförmige Anschwellungen überzugehen; die Kerne liegen dem äußeren Ende der Zellen näher als dem inneren. Zwischendurch kommen aber auch Zellen vor, deren Kerne in der Mitte ihrer Höhe liegen.

Von den Carinaten kommen die Papageien im Bau ihrer Linse dem Kiwi am nächsten. Beim Wellenpapagei hat das Epithel in der Mitte der Vorderfläche eine Dicke von 0,003 mm; dabei sind die Zellen etwa drei- bis viermal so breit als hoch. Gegen den Ringwulst nimmt die Dicke des Epithels so gleichmäßig zu, dass es ganz unmöglich ist, eine bestimmte vordere Grenze des ersteren zu ziehen. In demselben Maße, als die Höhe der Zellen zunimmt, nimmt ihre Breite ab. Wie bei den Eidechsen, ist auch bei den Papageien der Ringwulst der Linsenfasermasse von außen und vorn her aufgesetzt (vgl. Textfig. 69). Fig. 1, Taf. XIV zeigt denselben vom Wellenpapagei bei schwacher Vergrößerung. Man kann an demselben drei Abschnitte unterscheiden, jedoch ist zu bemerken, dass dieselben ohne scharfe Grenze in einander übergehen. Der erste

oder vordere Abschnitt besteht aus prismatischen Zellen, deren Höhe nach hinten allmählich zunimmt und deren Breite ihrer ganzen Höhe nach ungefähr die gleiche bleibt. Der zweite zeichnet sich dadurch aus, dass seine Zellen zu langen Fasern ausgewachsen sind, die an ihren unteren Enden in kolbenförmige Anschwellungen übergehen. Dieser Abschnitt baut weitaus die Hauptmasse des ganzen Ringwulstes auf. Der dritte endlich, der den Übergang zu den eigentlichen Linsenfasern vermittelt, ist durch die relativ bedeutende Breite der Zellen, sowie dadurch charakterisirt, dass diesen, wie im ersten Abschnitt die kolbenförmigen Anschwellungen fehlen.

Der Ringwulst erreicht seine größte Höhe etwas vor dem Äquator der Linse. Das Verhältnis seiner Höhe zur Breite beträgt bei Melopsittacus 1 : 4,1, bei Palaeornis 1 : 3,2; er ist also bei jenem ungefähr viermal, bei diesem etwa dreimal so breit als hoch. Taf. XIV, Fig. 2 zeigt einige Ringwulstfasern bei stärkerer Vergrößerung; ihre Kolben sind so durch einander geschoben, dass es ganz unmöglich ist, eine einzelne Faser kontinuirlich von ihrem Anfang bis zu ihrem Ende zu verfolgen. Gegen den Scheitel des Ringwulstes zeigen die Fasern eine eben merkbare Konvergenz. Im Übrigen sind sie fast durchweg so gekrümmt, dass ihre Konkavität nach vorn sieht. Die Kerne der Ringwulstfasern liegen dicht unter der Kapsel; nur am Scheitel entfernen sie sich etwas von der Oberfläche. Sie sind kugelig und enthalten eine größere nucleolenartige Chromatinmasse. Das Protoplasma der Fasern lässt eine zarte Längsstreifung erkennen.

Das Hinterende des Ringwulstes, das den Übergang zu den eigentlichen Linsenfasern vermittelt, habe ich in Fig. 3, Taf. XIV bei starker Vergrößerung gezeichnet. Das Bild erinnert sehr an das der Saurierlinsen (vgl. Taf. XII, Fig. 11 und 12), unterscheidet sich aber von ihm durch die beträchtliche Breite der Zellen. Auffallend sind die welligen Kontouren der jungen Linsenfasern; indessen glaube ich nicht, dass darauf ein größerer Nachdruck zu legen ist. Das Protoplasma der hintersten Ringwulstzellen enthält ein ungemein feines Fadenwerk, das der Hauptmasse nach schief durch die Zellen zieht, während die zarten Fäden, die in den jungen Linsenfasern zu sehen sind, einen longitudinalen Verlauf zeigen.

Wie die Anschnitte der Linse lehren, sind die Zellen an der hinteren Grenze des Ringwulstes zu meridionalen Reihen geordnet.

Bei der Ente und der Gans ist zwar der Ringwulst, wie wir noch sehen werden, relativ schwächer (vgl. Textfig. 70) als bei den Papageien, zeigt aber entschieden einen höheren Grad der Differen-

zirung. Dies gilt vor Allem von der Ente, die sich in Beziehung auf den Bau und die Ausbildung des Ringwulstes höher stellt als die Gans. Bei dieser ist der Ringwulst etwas kleiner als bei der Ente. Höhe und Breite desselben stehen aber bei beiden ungefähr in dem gleichen Verhältnis; dasselbe dürfte etwa 1 : 4,7 betragen.

Bei beiden Formen kann man, wie bei den Papageien, am Ringwulst drei Abschnitte unterscheiden, von denen wieder der mittlere weitaus der stärkste ist. Aber auch hierin zeigt sich zwischen Gans und Ente ein Unterschied. Der Ringwulst der Gans besitzt eine größere Ähnlichkeit mit dem der Papageien als der der Ente. Es sind nämlich die Kolben und Spindeln an den Ringwulstfasern der Gans weniger ausgebildet als bei der Ente. Hier zeigen sie schon wesentlich dasselbe Aussehen wie bei den Hühnern und Tauben, von welch' letzteren ich weiter unten eine genaue, durch Abbildungen erläuterte Beschreibung geben werde.

Ähnlich, wie bei den Papageien, lassen auch bei der Ente die Fasern in der Mitte des Ringwulstes eine deutliche Konvergenz gegen den Scheitel erkennen. An der Epithelgrenze besitzen die Zellen bei der Gans eine Höhe von 0,09, bei der Ente eine solche von 0,07 mm. Die Kerne entfernen sich weiter von der Kapsel, als bei den Papageien, und zwar bei der Gans mehr als bei der Ente. Überall sind sie am Scheitel des Ringwulstes am tiefsten gelegen. Beim Übergang ins gewöhnliche Linsenepithel, also am Vorderende des Ringwulstes, liegen sie etwa in halber Höhe der Zellen, ja sie können hier fast ganz an die freie Seite rücken.

Eine eigenthümliche Missstaltung habe ich einmal am Ringwulst einer Ente beobachtet, eine Missstaltung, die ich nicht besser charakterisiren kann, als indem ich sie mit dem in der Geologie gebräuchlichen Ausdruck einer Verwerfung bezeichne. Der Ringwulst war an einer Stelle, etwa an der Grenze zwischen erstem und zweitem Abschnitt, unterbrochen, und in die Lücke schob sich von vorn und unten eine wellenförmig gebogene Platte, die ihrerseits wieder aus Ringwulstfasern bestand und die den Defekt vollständig ausfüllte. Ein Fehler bei der Fixirung konnte mit Sicherheit ausgeschlossen werden, und es blieb daher keine andere Annahme übrig, als dass auf die Linse vor längerer Zeit ein Trauma eingewirkt hatte, das zu einer Kontinuitätstrennung des Ringwulstes und im weiteren Verlaufe zur Narbenbildung an der verletzten Stelle geführt hatte.

Bei den hühnerartigen Vögeln nimmt der Ringwulst stets einen größeren Antheil an dem Aufbau der ganzen Linse als bei der Gans

und der Ente (vgl. Textfig. 71). Auch ist seine Form oder seine Querschnittsfigur eine andere. Bei den von mir untersuchten Schwimmvögeln ist der Ringwulst fast fünfmal so breit als hoch, bei den Hühnern dagegen nur dreieinhalb bis viermal. Der Ringwulst ist also hier relativ höher als dort. — Zwischen den einzelnen Arten der Hühner bestehen hierin nur unwesentliche Differenzen. Von den drei Abschnitten des Ringwulstes nimmt wieder der mittlere weitaus den größten Raum ein. Er hält sich in der Ausbildung der Spindeln ungefähr in der Mitte zwischen Gans und Ente, indem dieselben zahlreicher sind als bei der Gans, aber nicht ganz so zahlreich wie bei der Ente. Nur an einer Stelle des Ringwulstes stehen sie so dicht oder vielleicht noch dichter als bei dieser. Diese Stelle fällt ungefähr mit der größten Dicke des Ringwulstes zusammen; hier trifft man Anschwellungen nicht bloß an den unteren Enden der Ringwulstfasern, sondern auch in ihrem Verlauf, ja sogar, wiewohl nur in ganz vereinzelten Fällen, dicht unterhalb der Kerne. Die Fasern des Ringwulstes zeigen dort, wo dieser am stärksten ausgebildet ist, noch eine andere Eigenthümlichkeit. Sie besitzen dicht unter der Kapsel, also an ihren basalen Enden, eine nahezu homogene Beschaffenheit und zeichnen sich hier zugleich durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus, während im Übrigen ihr Protoplasma ein ungemein feinfaseriges Gerüst enthält und in Folge dessen ein fein granulirtes Aussehen besitzt. — Die Kerne des Ringwulstes entfernen sich beim Haushuhn in den zwei vorderen Dritteln ziemlich weit von der Kapsel; etwa an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel nähern sie sich aber mehr der Oberfläche und bleiben in dieser Lage bis zum Übergang in die eigentlichen Linsenfasern. Beim Birkhuhn liegen sie in den zwei vorderen Dritteln des Ringwulstes viel näher der Kapsel als beim Haushuhn, und entfernen sich überhaupt nur am Scheitel des Wulstes etwas weiter von der Oberfläche.

Äquatorialschnitte durch die Linsen der Hühner geben sehr merkwürdige Bilder. Man sieht nämlich, dass sich die Ringwulstfasern von Stelle zu Stelle mit ihren verdickten, kolbigen Enden gegen einander kehren, beziehungsweise von einander abwenden, so dass es zu sehr eigenthümlichen Bildungen kommt, die den Eindruck von Wirbeln machen, und die sich in regelmäßigen Abständen am ganzen Ringwulst wiederholen. Die Zahl dieser Wirbel entspricht der Zahl der Ciliarfortsätze, und schon diese Thatsache allein legt die Vermuthung nahe, dass die Wirbel der Beziehung der Ciliarfortsätze

zum Ringwulst ihre Entstehung verdanken. — Den gleichen Bildungen begegnet man in den Linsen fast aller Vögel, nur sind dieselben nicht überall mit gleicher Schärfe ausgeprägt. Ich werde weiter unten wieder darauf zurückkommen.

Eingehender will ich den Ringwulst der Taube besprechen, wie ich überhaupt die Taubenlinse als Paradigma der Vogellinsen behandeln möchte. Dazu eignet sie sich aus zwei Gründen: erstens ist sie ein jeder Zeit leicht zu beschaffendes Untersuchungsobjekt, und zweitens ist der Ringwulst sehr gut und kräftig entwickelt und zeigt alle Eigenthümlichkeiten, welche den Ringwulst eines Vogels auszeichnen.

Das Epithel ist auf der Vorderfläche etwas dicker, als es sonst hier getroffen wird, und kann eher als niedriges kubisches, denn als Plattenepithel bezeichnet werden. Seine Zellen besitzen eine Höhe von 0,007 mm bei einer Breite von ungefähr 0,011 mm. Diese Beschaffenheit behält das Epithel auf einer Fläche von ungefähr 2,5 mm Durchmesser bei. An der Grenze dieser Fläche werden die Zellen rasch höher und gehen damit in den Ringwulst über.

Dieser zeigt ein höchst eigenthümliches Verhalten. Schon bei ganz schwacher Vergrößerung fällt es auf, dass die beiden Durchschnitte durch den Ringwulst, welche man auf einem Meridionalschnitt erhält, einander nicht vollkommen entsprechen (vgl. Textfig. 72). Noch viel schärfer tritt aber diese Differenz bei stärkerer Vergrößerung hervor. Ich habe beide Durchschnitte skizzirt, dann die eine Skizze umgekehrt und über die andere gezeichnet (Textfigur 68). Der Ringwulst ist also nicht in der ganzen Cirkumferenz der Linse von der gleichen Stärke, sondern lässt, ganz im Allgemeinen gesprochen, eine dünne und eine dicke Hälfte unterscheiden. Beide Hälften gehen aber kontinuirlich und ganz allmählich in einander über.



Textfig. 68.

Ich wurde auf diese Eigenthümlichkeit erst gegen den Schluss meiner Untersuchungen aufmerksam, nachdem ich sie bei anderen Formen, bei denen sie viel mehr in die Augen springt, gefunden hatte; ich weiß daher nicht, ob die dicke Stelle des Ringes dorsal oder ventral, oder aber rostral oder caudal gelegen ist. Die Differenz in

der Dicke ist immerhin gering genug, um die radiäre Symmetrie der Linse nicht in auffälliger Weise zu stören.

Die Breite des Ringwulstes ist stets zweieinhalb- bis dreimal so groß als die Höhe.

Abgesehen von der Asymmetrie des Ringwulstes fiel mir noch auf, dass derselbe in seinen gröberen Verhältnissen ziemlich beträchtlichen individuellen Schwankungen unterliegt. Die Maße, welche ich später in einer tabellarischen Übersicht mittheilen werde, mögen zur Erläuterung des Gesagten dienen.

Der feinere Bau des Ringwulstes ist aber immer der gleiche. Fig. 4, Taf. XIV zeigt uns den Ringwulst der Taube bei ungefähr 200facher Vergrößerung. Man sieht zunächst, wie derselbe von vorn nach hinten allmählich anwächst, um etwas hinter der Mitte seiner Länge seine größte Höhe zu erreichen, und wie er von da bis zur Epithelgrenze ziemlich rasch wieder abfällt. Sein Scheitel fällt mit dem Äquator zusammen. Wie bei allen Vögeln lassen sich auch am Ringwulst der Taube drei Abschnitte unterscheiden. Der erste (*a*), dessen vorderstes, in das gewöhnliche Linsenepithel übergehendes Ende nicht mehr in die Zeichnung fällt, charakterisirt sich durch den Mangel der spindelförmigen Auftreibungen und kolbigen Anschwellungen seiner Fasern. Der zweite (*b*), der, wie überall, die Hauptmasse des Wulstes bildet, zeichnet sich durch die ungemein reiche Entwicklung dieser Auftreibungen und Anschwellungen aus, und der dritte, kleinste (*c*), der zu den eigentlichen Linsenfasern hinüberführt, lässt diese Anschwellungen wieder mehr oder weniger vermissen.

Verfolgen wir die Kerne von vorn nach hinten, so sehen wir, dass sie am vorderen Ende des Ringwulstes alle in gleicher Höhe liegen. Sie sind zunächst in der Mitte der Zellen gelegen, kommen aber in demselben Maße, als sich die Zellen zu Fasern verlängern, dem äußeren Ende näher zu liegen als dem inneren. In den vordersten der in der Zeichnung dargestellten Zellen liegen sie schon ungefähr an der Grenze zwischen äußerem und mittlerem Drittel. Dabei entfernen sie sich aber immer mehr von der Oberfläche, und gleichzeitig löst sich die einfache Reihe, die sie bilden, auf, so dass wir statt von einer Kernreihe nur noch von einer Kernschicht sprechen können. Diese nimmt nach hinten in demselben Maße an Dicke zu, als sie sich von der Oberfläche entfernt. Es hängt dies damit zusammen, dass die Fasern um so dünner werden, je länger sie werden, so dass also die Kerne nicht mehr in einfacher Reihe Platz finden. Am Scheitel des Ringwulstes nähern sie sich aber wieder

der Oberfläche, um sich hinter demselben abermals von ihr zu entfernen. Nun ordnen sie sich allmählich wieder zu einer einfachen Reihe, welche um so näher an die Oberfläche tritt, je kürzer die Fasern werden und je mehr sie sich der Epithelgrenze nähern. Zugleich werden die Abstände, in denen die Kerne auf einander folgen, größer, was wieder mit der Zunahme der Dicke der Fasern im Zusammenhange steht.

Die Kerne besitzen überall wesentlich die gleiche Beschaffenheit. Stets haben sie eine kugelige Form, enthalten ein zartes Chromatingerüst mit einer größeren nucleolenartigen Anschwellung und färben sich mit den gebräuchlichen Färbemitteln viel weniger, als die Kerne des gewöhnlichen Linsenepithels oder die Kerne der jungen eigentlichen Linsenfasern. Am blassesten erscheinen sie am Scheitel des Ringwulstes und unmittelbar vor demselben.

Die Fasern des Ringwulstes stellen im ersten Abschnitt langgestreckte, auf dem Querschnitt zumeist sechsseitige Prismen dar. Ihr Protoplasma lässt eine zarte Längsstreifung erkennen. Ihre äußeren Enden zeigen eine mehr homogene Beschaffenheit und grenzen sich durch sehr scharfe Linien, die den Eindruck feiner Spalten machen, von einander ab. Unterhalb der Kerne erscheint das Protoplasma etwas dichter als sonst. — Der zweite Abschnitt des Ringwulstes zeichnet sich, wie gesagt, durch die spindel- oder kolbenförmigen Anschwellungen seiner Fasern aus. Die Anordnung und Vertheilung derselben ist dabei nicht überall die gleiche, sondern zeigt, wie auch aus der Zeichnung zu ersehen ist, gewisse Eigenthümlichkeiten. In der vorderen Hälfte des mittleren Abschnittes sind sie zahlreicher und stehen dichter als in der hinteren. — Es ist ganz unmöglich, auf dem Schnitt eine Faser kontinuirlich von ihrem Anfang bis zu ihrem Ende zu verfolgen. Ich habe daher versucht, mir auf andere Weise einen Einblick in den Bau der Fasern zu verschaffen; leider haben aber alle Versuche fehlgeschlagen. Im frischen Zustande ist der Ringwulst zerfließlich weich und lässt sich daher nicht zerzupfen, auch nicht, wenn man schwachen Alkohol zusetzt; im gehärteten Zustande aber ist er so spröde und bröcklig, dass jeder Versuch, die Fasern durch Zupfen zu isoliren, illusorisch wird. Ich glaube aber doch zu der Annahme berechtigt zu sein, dass der Bau der Fasern der ist, den ich auf Taf. XIV, Fig. 5 schematisch zur Darstellung gebracht habe. Ich bin also der Ansicht, dass jede Faser in ihrem Verlauf mehrmals spindelförmig anschwillt und schließlich mit einem Kolben endigt. Nur an der

Grenze gegen den ersten und dritten Abschnitt des Ringwulstes ist die Zahl der Spindeln eine geringere, und die Fasern gehen zum Theil auch nur an ihren unteren Enden in einen Kolben über, ohne während ihres Verlaufes eine Anschwellung zu erfahren.

Die Spindeln haben zwar bei allen Vögeln ungefähr den gleichen Bau, unterscheiden sich aber in den einzelnen Arten und Ordnungen vor Allem durch ihre Zahl und Größe. Besonders großen Spindeln begegnet man bei den Tagraubvögeln, und das ist auch der Grund, wesshalb ich hier der Beschreibung des Ringwulstes dieser Formen etwas vorgreife, indem ich auf eine Zeichnung verweise, welche einige Spindeln des Hühnerhabichts bei starker Vergrößerung (Apochr. Ölimm. Zeiss 2,0 mm) vorführt (Fig. 7, Taf. XIV). An den Spindeln fällt vor Allem auf, dass sie an ihrem äußeren Ende wesentlich anders aussehen als an ihrem inneren. Ihre Substanz erscheint außen fast ganz homogen und färbt sich mit Boraxkarmin ganz gleichmäßig und zugleich fast so intensiv wie die Zellkerne. Darauf folgt eine Strecke, welche ein mehr oder weniger feinkörniges Aussehen besitzt. Vermuthlich sind die scheinbaren Körnchen nichts Anderes, als die optischen Schief- und Querschnitte sehr zarter Protoplasmafäden. Nach unten hört dann allmählich die Granulirung auf, und den Schluss macht eine ganz helle, homogene, ungefärbte Partie. Zuweilen sieht es aber aus, als ob durch die Mitte einer Spindel ein sehr dünner, aus ungemein feinen Fibrillen bestehender Protoplasmastrang zöge. — Nach außen und innen setzen sich die Spindeln in derbere Stränge fort, die sich zuweilen ziemlich intensiv färben und gewöhnlich eine deutliche Längsstreifung erkennen lassen.

Die Kolben, in welche die Ringwulstfasern an ihren unteren Enden auslaufen, besitzen genau denselben Bau wie die Spindeln.

Indem ich nun wieder zum Ringwulst der Taube zurückkehre, mache ich auf zwei Eigenthümlichkeiten aufmerksam, welche seine Spindeln und Kolben zeigen. Erstens sieht man unter der Mitte des Ringwulstes sehr zahlreiche Schief- und Querschnitte von Kolben und vielleicht auch von Spindeln; und zweitens bemerkt man, dass die Kolben und Spindeln gegen eine senkrecht vom Scheitel des Ringwulstes herabgezogene Linie eine deutliche Konvergenz zeigen. Beide Eigenthümlichkeiten werden einigermaßen verständlich, wenn man Äquatorialschnitte durch die Linse zum Vergleiche heranzieht. Ein Stück eines solchen, der ziemlich genau durch den Äquator geht, führt uns die Fig. 1, Taf. XV vor Augen. An demselben bemerken wir in erster Linie, dass die Oberfläche des Ringwulstes zahlreiche

seichte, in ziemlich regelmäßigen Abständen sich wiederholende Eindrücke besitzt, und dass diese Eindrücke den Ciliarfortsätzen (*cf*) genau entsprechen. Ferner sehen wir, dass die Kernschicht wellenförmige Biegungen macht, und dass die Wellenberge den Zwischenräumen zwischen den Ciliarfortsätzen, die Wellenthäler der Mitte derselben entsprechen. Zum Verständnis dieses Verhaltens der Kernschicht ist es nothwendig, das Verhalten der äußeren Faserenden zu beachten. Wie Meridionalschnitte lehren, sind nämlich diese entsprechend den Wellenbergen nach vorn im Winkel abgeknickt (Fig. 2, Taf. XV), ein Umstand, auf den in der bei schwacher Vergrößerung gezeichneten Fig. 4, Taf. XIV nicht Rücksicht genommen ist. Endlich fällt uns auf, dass in der Tiefe des Ringwulstes zwischen den Kolben und Spindeln radiär gestellte Spalten .vorhanden sind, gegen welche die Kolben und Spindeln konvergiren. Wir können uns leicht überzeugen, dass diese Spalten den Wellenbergen der Kernschicht und somit auch den Zwischenräumen zwischen den Ciliarfortsätzen entsprechen. Die Kolben und Spindeln der Ringwulstfasern bilden also Wirbel, welche in eben so regelmäßigen Abständen auf einander folgen, wie die Ciliarfortsätze, die an den Scheitel des Ringwulstes herantreten.

Wenn wir alle diese Momente zusammenhalten: die regelmäßige Aufeinanderfolge der Ciliarfortsätze, die Impressionen an der Oberfläche, die wellenförmigen Biegungen der Kernschicht und die Bildung der Wirbel in der Tiefe des Ringwulstes, so können wir, wie mir scheint, kaum darüber einen Zweifel haben, dass sie alle mit einander in ursächlichem Zusammenhange stehen. Wir können nicht umhin anzunehmen, dass die Ciliarfortsätze auf den Ringwulst einen Druck ausüben, dass in Folge dieses Druckes die Impressionen an der Oberfläche und die wellenförmigen Verbiegungen der Kernschicht entstehen, und dass die Ringwulstfasern, indem sie diesem Drucke auszuweichen suchen, sich mit ihren Kolben und Spindeln zu jenen eigenthümlichen Wirbeln an einander legen. Wir dürfen aber auch, wie wir sehen werden, annehmen, dass dieser Druck sich vom Ringwulst auf die von ihm umschlossene Linsenfasermasse fortpflanzt und dass diese unter dem Einflusse desselben in toto ihre Form verändert. — So werden wir also zu dem Schlusse geführt, dass der Ringwulst, indem er den Druck, der von den Ciliarfortsätzen auf die Linse ausgeübt wird, auf die Linsenfasermasse überträgt, bei den Gestaltveränderungen der Linse während der Accommodation eine wichtige Rolle spielt. Diese Rolle kann nur eine Art Vermittlerrolle sein,

und zwar um so mehr, als der Ringwulst für die Lichtbrechung direkt nicht in Betracht kommen kann. Denn dieser ist selbst bei ad maximum erweiterter Pupille von der Iris bedeckt, wird also von den einfallenden Lichtstrahlen nicht getroffen, und für die Refraktion kann daher einzig und allein nur die eigentliche Linsenfasermasse wirksam sein.

Die Äquatorialschnitte lehren uns aber auch, wie erwähnt, gewisse Eigenthümlichkeiten der Meridionalschnitte verstehen. Wenn ein solcher, wie dies bei dem Schnitt der Fig. 4, Taf. XIV der Fall ist, gerade zwischen zwei Ciliarfortsätzen durchgeht, so wird die Kernschicht sehr nahe an die Oberfläche treten; es wird aber auch in der Tiefe des Ringwulstes eine große Menge von Spindeln und Kolben schief getroffen werden müssen.

Ich habe schon früher mitgetheilt, dass ich die gleiche Wirbelbildung, wie bei der Taube, auch bei den hühnerartigen Vögeln gefunden habe, und derselben Erscheinung werden wir auch in den folgenden Ordnungen begegnen. Schon diese weite Verbreitung allein nöthigt zu dem Schluss, dass derselben eine wichtige funktionelle Bedeutung zugesprochen werden muss.

Ich gehe nun zur Beschreibung des dritten Abschnittes des Ringwulstes über (Taf. XIV, Fig. 4*c*). Hier werden die Fasern allmählich kürzer und dicker; spindelförmige Anschwellungen kommen höchstens noch an der Grenze gegen den mittleren Abschnitt vor. Dagegen scheinen auch hier noch an den unteren Enden der Fasern Kolben vorhanden zu sein; freilich sind diese gegen die Fasern gewöhnlich ziemlich scharf abgegrenzt, eine Erscheinung, die sich indessen vielleicht daraus erklären dürfte, dass die Kolben schief abgeschnitten sind. Wenigstens scheinen mir gewisse Bilder, die ich am hinteren Ende des Ringwulstes des Haushuhnes beobachtet habe, darauf hinzuweisen. Die Fasern zeigen in diesem Abschnitte des Wulstes eine deutliche fibrilläre Struktur. Unter dem letzten Ende desselben bemerkt man stets eine kleine Höhle, die indess möglicherweise erst bei der Fixirung entsteht. Jedenfalls weist aber die Konstanz ihres Vorkommens darauf hin, dass eine Prädisposition für ihre Entstehung vorhanden ist.

Die hintersten Zellen des Ringwulstes, welche den Übergang zu den eigentlichen Linsenfasern bilden, zeichnen sich vor den entsprechenden Zellen der Reptilien und der meisten Vögel durch ihre bedeutende Höhe, sowie dadurch aus, dass sie fast ganz gerade gestreckt sind. Die niedrigsten dieser Zellen haben bei der Taube noch eine Höhe von 0,114 mm; sie sind auf dem Schnitt dreieckig,

mit nach außen gerichteter, schmaler Basis und nach vorn, innen und unten gerichteter Spitze.

Wie bei allen bisher betrachteten Formen sind auch bei der Taube die Zellen an der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen geordnet. Präparate davon sind aber viel schwieriger anzufertigen, als bei allen anderen von mir untersuchten Formen. Wenn man, wie bei den Reptilien, den Ringwulst mit einer Nadel von der Linsenfasermasse abhebt, so bricht er regelmäßig vor den meridionalen Reihen entzwei. Man muss daher Tangentialschnitte durch die Epithelgrenze anfertigen. Nach einem solchen ist die Fig. 2, Taf. XV, gezeichnet. Die Zellen besitzen, bevor sie sich zu den Reihen ordnen, zumeist unregelmäßig polygonale Querschnitte. Die meridionalen Reihen selbst sind kurz und bestehen höchstens aus acht bis zehn Zellen. Die Zone, die sie zusammensetzen, ist daher schmäler, als bei den Reptilien, Amphibien und Selachiern.

Die Raubvögel scheiden sich, wie in Beziehung auf die Form der Linse, so auch in Beziehung auf den Bau des Ringwulstes in zwei Gruppen. Bei den Tagraubvögeln ist der Ringwulst absolut und relativ stärker ausgebildet, als bei den Nachtraubvögeln. Beim Hühnerhabicht liegt derselbe der Linsenfasermasse fast direkt von außen her auf und erstreckt sich vorn, beim Übergang ins Linsenepithel, nur um ein Geringes weiter herab, als hinten beim Übergang in die eigentlichen Linsenfasern (Textfig. 73). Eben so ist er auch bei den Nachtraubvögeln genau am Äquator der Linse gelegen (Textfig. 74). Wenngleich derselbe in beiden Gruppen nicht überall von der gleichen Stärke ist, so ist, wie aus den weiter unten angeführten Maßen hervorgeht, die Differenz seiner Dicke doch nur eine sehr geringe. Jedenfalls übt sie auf die allgemeine Form der Linse keinen nennenswerthen störenden Einfluss aus.

Beim Hühnerhabicht ist der Ringwulst ungefähr dreieinhalbmal, beim Steinkäuzchen dreieinhalb- bis viermal, bei der Waldeule sieben- bis siebeneinhalbmal so breit, als hoch. Dabei ist aber zu bedenken, dass die untersuchte Waldeule ein ganz junges Thier war.

Am Ringwulst des Hühnerhabichts lassen sich zwar auch drei Abschnitte unterscheiden, jedoch sind der erste und dritte ungemein kurz, der mittlere dagegen außerordentlich lang. Dieser schwillt auch rasch zu seiner ganzen Höhe an und hält sich lange auf derselben. Die Fasern zeichnen sich nicht bloß durch ihre Länge, sondern namentlich durch die ganz kolossale Menge der spindelförmigen Anschwellungen aus. Ich habe in keinem Ringwulst eine

solche Menge von Spindeln getroffen, wie hier. Man kann sich davon eine ungefähre Vorstellung bilden, wenn man die bei ganz schwacher Vergrößerung gezeichnete Fig. 4, Taf. XV betrachtet; dieselbe stellt ein kleines Stück des Ringwulstes ungefähr aus dessen Mitte dar. Nach einer beiläufigen Schätzung möchte ich glauben, dass jede Faser in ihrem Verlauf acht- bis zehnmal anschwillt, bevor sie in einen Endkolben übergeht. Einige Spindeln sind auf Taf. XIV, Fig. 7 bei starker Vergrößerung gezeichnet und wurden schon oben besprochen. Die äußeren Enden einiger Fasern, gleichfalls aus der Mitte des Ringwulstes, sind auf Taf. XIV, Fig. 6 stark vergrößert dargestellt. Man bemerkt hier eine eigenthümliche Differenzirung der Faserenden. Diese enthalten nämlich dort, wo sie sich an die Kapsel ansetzen, kleine, mit einer wasserklaren, homogenen Masse erfüllte Vacuolen und ihr Protoplasma erscheint unterhalb derselben an den mit Platinchloridsublimat fixirten und mit Boraxkarmin gefärbten Präparaten gelblichbraun tingirt. Solche Vacuolen finden sich aber nur am Scheitel des Ringwulstes; nach vorn und hinten hören sie bald auf. Dagegen gewinnt die gelblichbraune Zone vom Scheitel an nach hinten mehr und mehr an Ausdehnung und im dritten Abschnitt des Ringwulstes sind die Fasern ihrer ganzen Länge nach dunkelbraun gefärbt. — Die Kerne liegen im ersten Abschnitt dicht unter der Kapsel, entfernen sich dann im zweiten immer mehr von derselben, um sich vom Scheitel des Ringwulstes an derselben wieder zu nähern. Im dritten Abschnitt liegen sie, wie bei der Taube, dicht unter der Oberfläche. Unterhalb der Kerne zeigt das Protoplasma ein dichteres Gefüge, als oberhalb derselben. Der Querschnitt der Fasern ist, wenigstens auf der Höhe des Ringwulstes, regelmäßig sechseckig, die Fasern stehen also hier wie Bienenwaben neben einander. Am Hinterende des Ringwulstes, beim Übergang in die eigentlichen Linsenfasern, sind die Zellen erheblich niedriger, als bei der Taube; ihre Höhe beträgt höchstens 0,08 mm bei einer Breite von etwa 0,017 mm.

Beim Steinkäuzchen ist zwar die Menge der Spindeln eine geringere, als beim Hühnerhabicht, ja selbst eine geringere, als bei der Taube, aber doch eine sehr viel größere, als bei den hühnerartigen Vögeln. Es ist dies desshalb interessant, weil, wie wir noch sehen werden, die relative Größe des Ringwulstes bei den letzteren eine bedeutendere ist, als bei den Nachtraubvögeln. — Auffallend gering ist die Zahl der Spindeln im Ringwulst der Waldeule; sie ist hier sogar geringer, als bei den Hühnern und kaum größer, als

bei der Gans. Aber es ist zu bedenken, dass die untersuchten Linsen einem jungen Thiere angehörten; es könnte also möglicherweise der Ringwulst der erwachsenen Thiere eine viel größere Zahl von Spindeln aufweisen.

Ich wende mich nun zu der letzten Ordnung der Vögel, den Gangvögeln. Die Linsen der größeren Arten derselben, wie der Krähe und des Nusshehers, erinnern, wie schon früher gezeigt wurde, in ihrer äußeren Form sehr an die Linsen der Tagraubvögel, und man ist daher einigermaßen erstaunt, in Beziehung auf den feineren Bau nicht den gleichen Grad von Übereinstimmung zu finden. Der Ringwulst ist zwar ungemein mächtig, wenn auch nicht so mächtig, wie beim Hühnerhabicht. Er ist, wie hier, direkt von außen her der Linsenfasermasse aufgesetzt (Textfig. 75). Seine Breite ist ungefähr dreieinhalbmal so groß, wie seine Höhe; ein Verhältnis, das dem beim Hühnerhabicht genau entspricht. Er scheint überall die gleiche Breite und Höhe zu besitzen, also ganz symmetrisch entwickelt zu sein.

Im feineren Bau weicht er aber nicht unbeträchtlich von dem des Hühnerhabichts ab. Während hier die spindelförmigen Anschwellungen der Fasern schon im zweiten Fünftel ihrer Länge beginnen (vgl. Fig. 4, Taf. XV), treten sie bei der Krähe und dem Nussheher erst unter der Mitte auf und werden erst im letzten Drittel zahlreicher. Aber auch gegen die Taube stehen die beiden genannten Arten hierin weit zurück, obwohl ihr Ringwulst an Masse den der Taube erheblich übertrifft. Auch sind bei der Krähe und dem Nussheher die Fasern breiter, die Kerne daher lange nicht so dicht gedrängt, wie bei der Taube und dem Hühnerhabicht. Die Kernschicht ist daher viel dünner und man trifft selbst am Scheitel Strecken, in denen die Kerne in einfacher Reihe neben einander liegen. Sie entfernt sich nur in der Mitte des Ringwulstes etwas mehr von der Oberfläche, liegt aber sonst ziemlich nahe an der Kapsel.

Auch die Singvögel besitzen durchweg einen mächtigen Ringwulst; den mächtigsten besitzt die Lerche, die hierin den Übergang zu den Schwalben vermittelt. Stets ist derselbe der Linsenfasermasse fast direkt von außen her aufgesetzt, also so gelagert, wie bei den früher besprochenen Formen. Er fällt entweder nach vorn und hinten ganz gleichmäßig ab, oder nach hinten steiler als nach vorn. Seine Höhe und Breite verhalten sich in den meisten Fällen ungefähr wie 1 : 3,5; nur beim Buchfinken und der Feldlerche ist die Höhe

eine etwas bedeutendere. — Bei den meisten Formen scheint der Ringwulst in der ganzen Cirkumferenz der Linse ungefähr von der gleichen Stärke zu sein; geringe Differenzen habe ich eigentlich nur beim Feldammer und Gimpel gefunden. Im feineren Bau zeigt er eine viel größere Übereinstimmung mit dem der Krähe und des Nusshehers, als mit dem der Taube und der Raubvögel. Nie ist die Menge der spindelförmigen Anschwellungen seiner Fasern eine so große, wie hier, wiewohl sich hierin nicht ganz unbeträchtliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bemerkbar machen. Von den genannten Arten scheint mir die Lerche die größte Zahl von Spindeln zu besitzen. Diese finden sich weitaus der Mehrzahl nach nur in größeren Tiefen des Ringwulstes und nur selten kommt es vor, dass eine solche schon in der äußeren Hälfte einer Faser angetroffen wird. Die Fasern sind relativ dick und, wenn auch die Kerne nicht überall in einfacher Reihe neben einander Platz finden, so sind sie doch nie in der Weise zerstreut, wie bei der Taube oder den Raubvögeln. Nur auf der Höhe des Ringwulstes, am Scheitel und in seiner Umgebung, ist die einfache Reihe aufgelöst und zugleich etwas weiter von der Oberfläche entfernt. Im Übrigen liegt sie ziemlich dicht unter der Kapsel. Dies gilt in erster Linie in Beziehung auf den ersten und dritten Abschnitt des Wulstes. — An der Epithelgrenze besitzen die Zellen nie jene Höhe, wie bei der Taube.

Den mächtigsten Ringwulst unter allen Vögeln besitzen die Schwalben und vor Allem die Segler; er ist auch der merkwürdigste von allen. Während er sonst, selbst wenn seine Stärke so große Verschiedenheiten aufweist, wie bei der Taube, die Gesammtform der Linse nicht wesentlich alterirt und ihre radiäre Symmetrie nicht in auffälliger Weise stört, nimmt er hier einen so tiefgreifenden Einfluss auf die Gestalt der ganzen Linse, dass diese sich hierdurch von dem gewöhnlichen Typus einer Wirbelthierlinse, ja einer Linse überhaupt, ganz entfernt. Dieser Einfluss macht sich bei Cypselus in viel prägnanterer Weise geltend, als bei Hirundo. Wenn man eine Linse von Hirundo urbica so durchschneidet, dass der Schnitt die dickste und die dünnste Stelle des Ringwulstes trifft, so erhält man das Bild der Textfig. 77; durchschneidet man eine Linse von Cypselus apus in der erwähnten Weise, so giebt der Schnitt das Bild der Textfig. 78. Bei Hirundo verhalten sich die Areale der beiden Ringwulstdurchschnitte ungefähr wie 1 : 1,34, bei Cypselus dagegen wie 1 : 1,74.

Aber nicht bloß die Größe der beiden Ringwulstdurchschnitte ist eine verschiedene, sondern auch ihre Form. Wie ein Blick auf die beiden Textfiguren 77 u. 78 lehrt, erscheint der Ringwulst an seiner dünnsten Stelle ganz gleichmäßig gerundet und der Scheitelpunkt seiner Wölbung fällt ungefähr in den Äquator der Linse; an der dicksten Stelle dagegen steigt er zunächst ganz gleichmäßig an, um erst etwa an der Grenze zwischen drittem und viertem Viertel oder selbst noch weiter hinten seine größte Höhe zu erreichen. Hier erhebt sich an der Linse eine mehr oder weniger vorspringende Leiste, die namentlich bei Cypselus sehr deutlich hervortritt und der ganzen Linse ein sehr eigenartiges Ansehen verleiht. Von dieser Leiste an fällt der Ringwulst sehr steil gegen die hintere Linsenfläche ab.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, liegt die Leiste hinter dem Äquator und damit hängt es zusammen, dass der Äquatorialdurchmesser bei Hirundo und Cypselus nicht der längste Durchmesser der Linse ist, sondern dass dieser schief gegen die hintere Linsenfläche zieht und mit dem Äquatorialdurchmesser einen spitzen Winkel einschließt.

Das Verhältnis zwischen Höhe und Breite des Ringwulstes beträgt bei Hirundo urbica an der dicken Stelle ungefähr 1 : 2,5, an der dünnen 1 : 2,6; bei Cypselus dort 1 : 2,0, hier 1 : 2,4.

Im feineren Bau unterscheidet sich der Ringwulst der Schwalben und Segler nicht wesentlich von dem der Singvögel. Immerhin zeigt er aber einige Besonderheiten, die einer Erwähnung bedürfen. Erster und dritter Abschnitt des Ringwulstes, also diejenigen Theile, welche sich durch den Mangel der Spindeln und Kolben charakterisiren, sind überall ungemein schmal. Im ersten Abschnitt und namentlich am Anfang des zweiten, also eigentlich am ganzen Vorderende des Ringwulstes, sind die Fasern von sehr eigenthümlicher Form und Beschaffenheit. Sie beginnen mit relativ breiter, den Kern umschließender Basis dicht unter der Kapsel, werden dann rasch dünner, ziehen darauf als äußerst dünne Fäden fast ganz parallel der Oberfläche nach vorn und unten und wenden sich schließlich in großem, nach hinten konkavem Bogen nach einwärts gegen die eigentliche Linsenfasermasse. In dieser letzten Strecke sind sie wieder fast von derselben Dicke, wie unter der Kapsel, und schwellen dabei ganz gewöhnlich zu langgestreckten Spindeln oder Kolben an. Die Ringwulstfasern sind also im vorderen Bereiche des Ringwulstes zu langen, an beiden Enden verdickten, S-förmig gebogenen Gebilden ausgezogen. Nach hinten gleichen sich die Krümmungen allmählich

aus und die Fasern strecken sich mehr gerade. In demselben Maße aber nimmt die Zahl der Spindeln ganz außerordentlich zu. Wenn dieselbe auch nicht so groß ist, wie beim Hühnerhabicht, so ist sie doch eine sehr viel größere, als bei der Mehrzahl der anderen untersuchten Vögel; sie ist namentlich auch größer, als bei den meisten Singvögeln. Nur die Lerche kommt hierin den Schwalben ziemlich nahe. — Übrigens ist die Menge der Spindeln auch unter den Schwalben nicht überall die gleiche. Am geringsten schien sie mir bei der Rauchschwalbe zu sein; am größten ist sie zweifellos beim Mauersegler. Hier beginnen sie schon in geringer Entfernung von der Oberfläche, werden aber erst in halber Höhe des Ringwulstes zahlreicher. Sie haben wesentlich denselben Bau, wie sonst bei den Vögeln, nur begegnet man bei Cypselus häufiger als sonst besonders schlanken Formen. Die Kerne des Ringwulstes stehen dichter, als bei den meisten Singvögeln, wenn auch nicht so dicht, wie beim Hühnerhabicht. Sie liegen nicht in einfacher Reihe und entfernen sich selbst am Scheitel des Ringwulstes nicht sehr weit von der Oberfläche.

Höchst instruktive Bilder erhält man von Äquatorialschnitten durch den Ringwulst. Ein Stück eines solchen von Cypselus apus ist auf Taf. XV, Fig. 5 abgebildet. Man sieht, ähnlich wie bei der Taube (vgl. Fig. 1, Taf. XV), in regelmäßigen Abständen die Ciliarfortsätze *cf* an die Linse herantreten und bemerkt wieder, dass jedem Ciliarfortsatz ein seichter Eindruck des Ringwulstes entspricht. Ferner sieht man schon bei ganz schwacher Vergrößerung, dass der Ringwulst eine radiäre Streifung zeigt, dass helle und dunkle Streifen in regelmäßigen Abständen mit einander abwechseln und dass die hellen Streifen unter den Ciliarfortsätzen, die dunkeln unter den Zwischenräumen zwischen denselben gelegen sind. Helle und dunkle Streifen sind ungefähr von gleicher Breite oder die hellen um eine Spur breiter als die dunkeln. Die Streifen sind nicht von gleicher Länge; die hellen reichen viel tiefer in den Ringwulst hinein, als die dunkeln; jene haben eine Länge von etwa 0,57 mm, diese eine solche von 0,23 mm. Die hellen Streifen sind also mehr als doppelt so lang, als die dunkeln. Wo die Streifen unten aufhören, beginnen die Spindeln. Diese erstrecken sich also immer sehr weit zwischen je zwei helle Streifen hinein. Bei starker Vergrößerung überzeugt man sich, dass jeder Streifen aus 6—8 Fasern besteht, dass aber die Fasern der dunkeln Streifen eine andere Beschaffenheit besitzen, als die der hellen. Die Fasern der hellen Streifen sind außerordent-

lich fein granulirt, oder, wohl richtiger, sie enthalten ein sehr zartes protoplasmatisches Gerüst, die der dunkeln dagegen erscheinen ganz homogen und färben sich zugleich viel intensiver, als die der hellen. Überdies sieht man in den dunkeln Streifen ungemein kleine, rundliche oder ovale und im letzteren Falle gewöhnlich schief gestellte helle Vacuolen. Es ist schwer zu entscheiden, ob diese Vacuolen in den Fasern oder zwischen denselben liegen; ich halte aber das Letztere für das Wahrscheinlichere. — Andere, vielleicht minder wichtige Eigenthümlichkeiten der Fasern sind aus der Figur zu ersehen.

Während die äußere Hälfte des Ringwulstes diese Streifung zeigt, besteht die innere, ungefähr von der halben Höhe des Ringwulstes angefangen, ausschließlich aus Spindeln. Diese ordnen sich zu ganz ähnlichen Wirbeln zusammen, wie bei der Taube, nur scheinen sie nicht so zahlreich zu sein, wie hier. Während hier ihre Zahl mit der Zahl der Ciliarfortsätze genau übereinstimmt, ist sie bei Cypselus allem Anscheine nach eine geringere. Es scheinen sich hier immer je zwei Wirbel in der Tiefe des Ringwulstes zu einem einzigen zu vereinigen. Ich kann dies indess nur als eine Vermuthung hinstellen und bemerke, dass diese Frage noch einer eingehenderen Untersuchung bedarf.

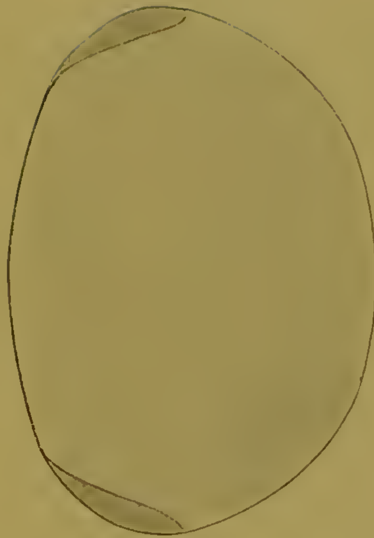
Weniger instruktiv sind Äquatorialschnitte durch den Ringwulst der eigentlichen Schwalben. Zwar sieht man auch hier die den Ciliarfortsätzen entsprechenden Impressionen an der Oberfläche und die Wirbel in der Tiefe, aber die radiäre Streifung der äußeren Ringwulsthälfte, die für den Mauersegler so ungemein charakteristisch ist, fehlt, wie es scheint, ganz.

Meine Beobachtungen an den Schwalben und Seglern liefern also wieder den Beweis, dass die Ciliarfortsätze einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Konfiguration des Ringwulstes nehmen. —

Schon ein Blick auf die Textfiguren 69—78 genügt, um sich zu überzeugen, dass der Ringwulst in Beziehung auf seine Stärke in den einzelnen Ordnungen der Vögel außerordentlich große Verschiedenheiten zeigt. Ich theile nun in der nachfolgenden Tabelle die genauen Maße des Ringwulstes, die Äquatorialdurchmesser der den Messungen zu Grunde gelegten Meridionalschnitte und das Verhältnis der mittleren Dicke des Ringwulstes zum Äquatorialdurchmesser der Linse mit. Ich bemerke dazu, dass ich stets die beiden Ringwulstquerschnitte eines jeden Meridionalschnittes gemessen habe und dass ich aus den beiden, für die Dicke und für die Breite des Ring-



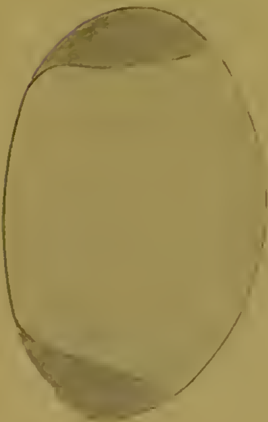
Textfig. 69.
Wellenpapagei.



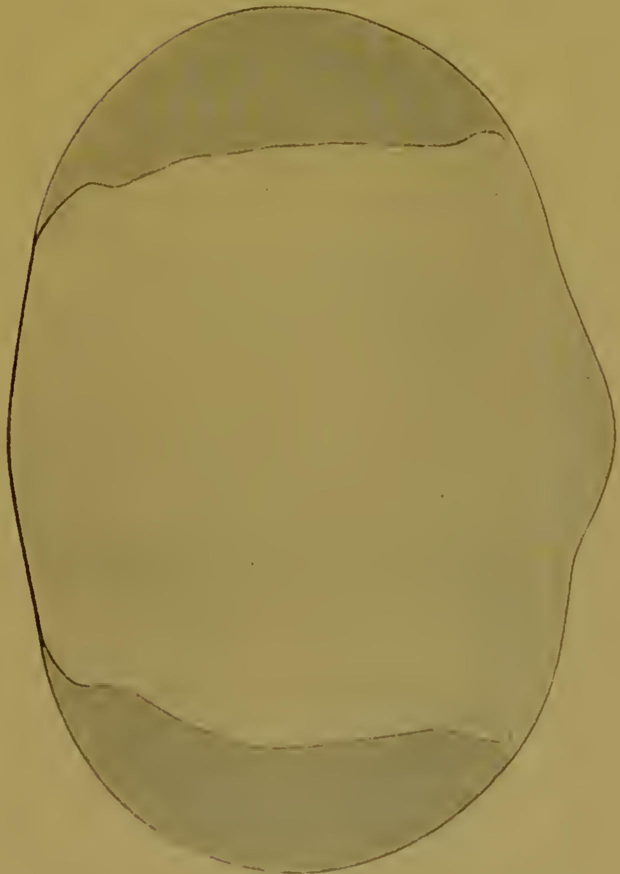
Textfig. 70.
Gans.



Textfig. 71.
Haushuhn.

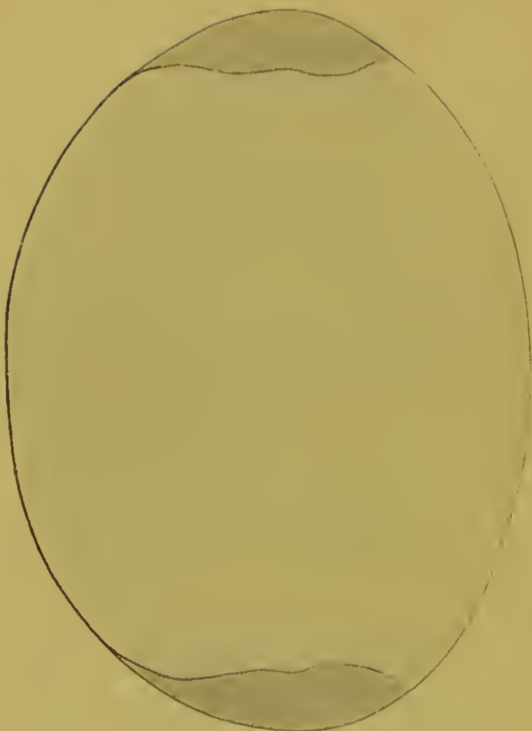


Textfig. 72.
Haustaube.



Textfig. 73.
Hühnerhabicht.

Alle Figuren sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.



Textfig. 74.
Steinkäuzchen.



Textfig. 76.
Feldammer.



Textfig. 77.
Stadtschwalbe.



Textfig. 75.
Krähe.



Textfig. 78.
Mauersegler.

Alle Figuren sind bei derselben Vergrößerung gezeichnet.

wulstes gefundenen Maße Mittelwerthe berechnet habe. Von diesen sind die für die Dicke gefundenen der Berechnung des Verhältnisses zwischen Ringwulst und Äquatorialdurchmesser zu Grunde gelegt.

	Ringwulst						Äquatorial-Durchmesser	Verhältnis der mittleren Dicke des Ringwulstes zum Äquat.-Durchm.
	Breite			Dicke				
	a	b	Mittel	a	b	Mittel		
Apteryx australis	—	—	0,07	—	—	0,43	3,2	2,19 : 100
Melopsittacus undul.	1,10	1,10	1,10	0,26	0,27	0,265	2,5	10,6 : 100
Palaeornis torquatus	1,60	1,60	1,60	0,50	0,49	0,495	ca. 4,0	12,3 : 100
Anas boschas domest.	1,80	1,70	1,75	0,39	0,34(?)	0,365(?)	6,0	6,0 : 100
Anser ciner. domest.	1,38(?)	1,35	1,365(?)	0,28	0,29	0,285	5,3	5,1 : 100
Gallus domest.	1,82	1,76	1,79	0,52	0,50	0,51	5,0	10,2 : 100
Tetrao tetrix	2,10	2,2	2,15	0,51	0,57	0,54	6,0	9,0 : 100
Columba livia dom. I.	1.70	1,62	1,66	0,61	0,52	0,565	4,2	13,33 : 100
» » » II.	1,86	1,72	1,78	0,74	0,63	0,68	4,8	14,16 : 100
Astur palumbarius	4,56	4,60	4,58	1,27	1,40	1,335	8,7	15,3 : 100
Athene noctua	2,60	2,40	2,50	0,63	0,66	0,645	7,5	8,6 : 100
Otus sylvestris	2,70	2,60	2,65	0,36	0,37	0,365	9,2	3,9 : 100
Corvus corone	2,90	2,90	2,90	0,85	0,85	0,85	6,65	12,7 : 100
Garrulus glandarius	2,60	2,60	2,60	0,75	0,75	0,75	5,5	13,6 : 100
Carduelis elegans	1,30	1,30	1,30	0,38	0,38	0,38	2,62	14,5 : 100
Emberiza hortulana	1,72	1,77	1,745	0,50	0,52	0,51	3,5	14,5 : 100
Pyrrhula vulgaris	1,80	1,74	1,77	0,45	0,49	0,47	3,66	12,8 : 100
Fringilla coelebs	1,50	1,55	1,525	0,52	0,52	0,52	3,4	15,3 : 100
Alauda arvensis	2,08	?	?	0,78	0,77	0,775	3,9	19,8 : 100
Hirundo rustica	2,00	1,90	1,95	0.69	0,63	0,66	3,9	16,92 : 100
Hirundo riparia	2,00	ca.2,00	ca.2,00	0,79	0,72	0,75	3,9	19,23 : 100
Hirundo urbica	2,06	1,80	1,93	0,83	0,70	0,76	3,98	19,1 : 100
Cypselus apus	2,90	2,40	2,65	1,40	0,96	1,18	5,0	23,6 : 100

Ich habe schon in dem Kapitel über die Reptilienlinse hervorgehoben, dass die relative Dicke oder Höhe des Ringwulstes nur einen mangelhaften Maßstab zur Beurtheilung seiner relativen Stärke an die Hand giebt. Eine viel bessere Vorstellung erhält man, wenn man die Summe der Areale der beiden Ringwulstquerschnitte mit dem Areal des ganzen Meridionalschnittes durch die Linse vergleicht. Bei der Bestimmung dieses Verhältnisses bin ich wieder so vorgegangen, wie bei den Reptilien. Ich habe also Skizzen von Meridionalschnitten ähnlich denen der Textfiguren 69—78, nur in viel größerem Maßstabe, auf Karton gezeichnet, dann die Skizzen ausgeschnitten und zunächst die ganzen Meridionalschnitte und darauf die beiden Querschnitte durch den Ringwulst gewogen. Auf diese Weise habe ich die Areale der Meridionalschnitte und der Querschnitte durch den Ringwulst bestimmt. Die Summe der Areale der beiden Querschnitte durch den Ringwulst verhielt sich nun zum Areal des

Meridionalschnittes durch die ganze Linse in den einzelnen Arten, wie folgt:

Gans (Anser ciner. dom.)	3,64 : 100,00.
Ente (Anas bosch. dom.)	4,93 : 100,00.
Wellenpapagei (Melopsittacus undul.). .	10,54 : 100,00.
Halsbandpapagei (Palaeornis torquatus)	11,87 : 100,00.
Haushuhn (Gallus domest.)	11,23 : 100,00.
Birkhuhn (Tetrao tetrix)	11,32 : 100,00.
Haustaube (Columba livia dom.)	15,60 : 100,00.
Krähe (Corvus corone)	19,34 : 100,00.
Nussheher (Garrulus glandarius)	20,96 : 100,00.
Hühnerhabicht (Astur palumbarius) . . .	24,16 : 100,00.
Steinkäuzchen (Athene noctua)	8,75 : 100,00.
Stieglitz (Carduelis elegans)	21,06 : 100,00.
Buchfink (Fringilla coelebs)	24,67 : 100,00.
Feldlerche (Alauda arvensis)	31,85 : 100,00.
Rauchschwalbe (Hirundo rustica)	32,98 : 100,00.
Stadtschwalbe (Hirundo urbica)	35,9 : 100,00.
Uferschwalbe (Hirundo riparia)	37,1 : 100,00.
Mauersegler (Cypselus apus)	39,94 : 100,00.

Der Flächeninhalt des Ringwulstquerschnittes beträgt also bei der Gans $^1/_{27}$ des Flächeninhaltes des ganzen Meridionalschnittes, bei den Papageien $^1/_9$ bis $^1/_{10}$, beim Haushuhn und Birkhuhn mehr als $^1/_9$, bei der Taube fast $^1/_6$, bei der Krähe, dem Nussheher und dem Stieglitz ungefähr $^1/_5$, bei dem Habicht und Fink beiläufig $^1/_4$, bei der Lerche fast $^1/_3$, bei den Schwalben gewöhnlich mehr als $^1/_3$ und beim Segler $^2/_5$. — Eine ganz exakte Vorstellung von der Größe des Ringwulstes giebt freilich auch diese Berechnung nicht. Ringwulst und Linse sind eben körperliche Dinge und man müsste also eigentlich ihre Volumina bestimmen und in Relation setzen. Jedenfalls würden dann die Differenzen zwischen den einzelnen Arten noch viel schärfer hervortreten. Es würde sich zeigen, dass z. B. der Ringwulst des Habichts mehr als $^1/_3$, der des Seglers mehr als die Hälfte der ganzen Linse aufbaut. Indessen mag die Bestimmung des Flächenverhältnisses genügen.

Nun ist es im höchsten Grade auffallend, dass die Stärke des Ringwulstes in demselben Verhältnisse wächst, als die Fluggeschwindigkeit eine größere wird. MAREY[1] giebt in

[1] E. J. MAREY, Le vol des oiseaux. Paris, 1890.

seinem Werke über den Flug der Vögel nach JACKSON folgende Zusammenstellung:

Wachtel . .	17 Meter in der Sek.	Adler	31 Meter in der Sek.
Taube . . .	27 » » » »	Schwalbe . .	67 » » » »
Falke	28 » » » »	Segler	88 » » » »

Er hebt ausdrücklich hervor, mit welchen Schwierigkeiten die Bestimmungen der Fluggeschwindigkeit zu kämpfen haben, und betont, dass wir vollkommen verlässliche Bestimmungen eigentlich nur hinsichtlich der Tauben besitzen. Aus den Angaben, die MOSSO[1] in seinem Buche über die Ermüdung macht, berechne ich die Fluggeschwindigkeit der Tauben gleichfalls auf 27—28 Meter in der Sekunde. Nach einer Angabe VAN ROOSEBECKE's, eines berühmten Taubenliebhabers, würde sich ihre Maximalgeschwindigkeit auf etwa 34 Meter in der Sekunde berechnen. Damit stimmen noch andere von MAREY citirte Angaben überein. Was die Schnelligkeit der Falken betrifft, so theilt MAREY mit, dass ein Falke HEINRICH's II., der sich bei einer Jagd im Forst von Fontainebleau verirrt hatte, am zweitnächsten Tage auf Malta wiedergefunden wurde. Derselbe hatte also in dieser Zeit eine Strecke von 1400 Kilometern zurückgelegt. So ungenau die Bestimmung der Fluggeschwindigkeit nach dieser Angabe ausfallen mag, so möchte ich sie doch etwas höher schätzen, als es JACKSON gethan hat.

Wenn wir aus der obigen Liste nur die Taube, die Schwalbe und den Segler herausheben, so fällt uns der Parallelismus der Fluggeschwindigkeit und der Ringwulststärke sofort in die Augen. Die Fluggeschwindigkeit stellt sich wie 27 : 67 : 88 und die Stärke des Ringwulstes etwa wie 16:35:40; der Parallelismus würde wahrscheinlich noch größer sein, wenn wir statt der Areale der Ringwulstquerschnitte die Volumina des Ringwulstes mit einander vergleichen könnten.

Den kleinsten Ringwulst unter allen untersuchten Carinaten besitzen die Gans und die Ente; sie sind auch die langsamsten von allen. Es ist aber wahrscheinlich, dass ihr Ringwulst durch Zucht und Gefangenschaft kleiner geworden ist, gerade so, wie sie andererseits das Fliegen verlernt haben. Es wäre interessant, die Wildgans und die Wildente damit zu vergleichen. Von der Wildente erzählen die Jäger, dass die Schnelligkeit ihres Fluges eine sehr große sei,

[1] A. MOSSO, Die Ermüdung. Leipzig, 1892.

und man wird daher wohl auch einen entsprechend großen Ringwulst erwarten dürfen.

Der Parallelismus zwischen der Stärke des Ringwulstes und der Fluggeschwindigkeit ist ein so evidenter, dass man sich unwillkürlich versucht fühlt, einen kausalen Zusammenhang zwischen beiden zu vermuthen. Nun ist klar, dass ein Vogel, der sich schnell bewegt, auch rascher accommodiren muss, als ein Vogel, der sich langsam bewegt, wie denn überhaupt die Schnelligkeit der Accommodation mit der Schnelligkeit der Bewegung gleichen Schritt halten muss. Ein Segler bewegt sich mehr als dreimal so schnell, als die schnellsten Expresszüge, er legt mehr als 300 Kilometer in der Stunde zurück und ist daher im Stande, eine Strecke wie die von Tunis bis Hamburg in sechs Stunden zu durchfliegen. Er muss also außerordentlich rasch accommodiren, sehr viel rascher, als etwa eine Taube, die in einer Stunde nur ungefähr 100 Kilometer zurückzulegen im Stande ist.

Sowie aber einerseits gezeigt werden kann, dass der Ringwulst mit der Schnelligkeit der Accommodation an Stärke zunimmt, so ist andererseits leicht einzusehen, dass er für die Lichtbrechung direkt nicht in Betracht kommen kann. Er darf geradezu als optisch inaktiv bezeichnet werden, denn er wird selbst bei ad maximum erweiterter Pupille von der Iris bedeckt und daher von den einfallenden Lichtstrahlen nicht getroffen. Auf ihn vermag die bei den Vögeln so außerordentlich kräftige und hochdifferenzirte Accommodationsmuskulatur viel unmittelbarer einzuwirken, als dies sonst der Fall zu sein pflegt; denn bekanntlich fehlt bei den Vögeln eine Zonula in dem Sinne, wie sie die Säugethiere besitzen[1], und die Ciliarfortsätze und wohl auch ein Theil der Iris treten direkt an die Kapsel heran, um sich an ihr zu befestigen. Damit hängt es auch zusammen, dass stets, wenn man eine Linse aus dem Auge entfernt, ein mehr oder minder großer Theil der Ciliarfortsätze und der Iris mit der Kapsel in Verbindung bleibt.

Dass die Ciliarfortsätze den Bau des Ringwulstes direkt zu beeinflussen vermögen, kann nach den früher mitgetheilten Thatsachen nicht in Zweifel gezogen werden. So wahrscheinlich es aber auch ist, dass der *Ringwulst ein Accommodationsorgan der Linse*

[1] Vgl. S. Exner, Über die Funktion des Musculus Cramptonianus. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. LXXXV. 3. Abth. 1872.

ist, so bleibt doch vor der Hand das Detail seiner Funktion noch unverständlich. Hier muss die Arbeit der Physiologen einsetzen, sowie denn überhaupt eine ganze Reihe von Fragen, die sich auf die Art der Lichtbrechung in der Vogellinse beziehen, noch auf eine Lösung harrt. —

Werfen wir nun nochmals einen Blick auf die Reptilien zurück. Der Satz, dass mit der Schnelligkeit der Accommodation die Masse des Ringwulstes wächst, findet auch auf sie uneingeschränkte Anwendung. So erklärt sich uns die geringe Entwicklung desselben bei den Krokodilen und Schildkröten und die mächtige Entwicklung bei den Sauriern. Eine Ausnahme scheint nur das Chamäleon zu machen; aber die Ausnahme ist eben nur eine scheinbare. Brehm[1] theilt über die Lebensweise desselben u. A. Folgendes mit: »Die Chamäleons sind vollendete Baumthiere, welche nur ausnahmsweise zum Boden herabkommen. Man sieht sie, gewöhnlich in kleinen Gesellschaften von drei bis sechs Stücken, auf einem Busche oder einer Baumkrone sitzen, unbeweglich, als wären sie ein dem Aste angewachsener Holzknorren, mit den vier Klammerfüßen und dem Schwanze an einem oder mehreren Zweigen befestigt. Tagelang beschränkt sich ihre Bewegung darauf, sich bald auf dem Aste, welchen sie sich zum Ruheplatze erwählten, niederzuducken und wieder zu erheben, und erst, wenn besondere Umstände eintreten, verändern sie nicht bloß ihre Stellung, sondern auch ihre Plätze. Das verschrieene Faulthier und jedes andere derjenigen Geschöpfe, welche auf Bäumen leben, bewegt sich mehr und öfterer als sie, falls man absieht von Augen und Zunge; denn erstere sind in beständiger Thätigkeit, und letztere wird so oft, als sich Beute findet, hervorgeschnellt. Kein anderes Wirbelthier lauert eben so beharrlich wie das Chamäleon auf seine Beute; es lässt sich in dieser Hinsicht nur mit den tiefststehenden, dem Felsen gleichsam angewachsenen wirbellosen Thieren vergleichen.« So ist also das Chamäleon eines der langsamsten Thiere, die es giebt, und doch ist seine Linse ganz ähnlich der der Schwalben gebaut, die zu den schnellsten Thieren gehören. Der Ringwulst des Chamäleons steht dem der Schwalben an Stärke nicht nach und übertrifft den der Eidechsen und überhaupt aller Reptilien ganz außerordentlich. Und doch ist der Widerspruch nur ein scheinbarer. Jeder, der einmal ein Chamäleon beobachtet und gesehen

[1] A. E. Brehm, Illustrirtes Thierleben. 1. Aufl. Hildburghausen 1869. Bd. V.

hat, wie es mit seinen Augen fortwährend den Raum abtastet, in dem es sich befindet, wie es dann mit blitzartiger Schnelligkeit und unübertrefflicher Sicherheit seine wurmförmige Zunge auf seine Beute schleudert, der wird auch nicht einen Augenblick daran zweifeln können, dass eine solche Lebensweise nur bei einer ganz ungewöhnlich raschen und sicheren Accommodation möglich ist. Hier ist eben die Beute schnell, das Thier ist auf die Insekten angewiesen, die zwischen den Zweigen, auf denen es sitzt, hindurchfliegen, und die einzigen schnellen Organe, die es besitzt, sind seine Zunge und seine Augen.

Sehr interessant ist auch die geringe Größe des Ringwulstes bei den nächtlichen Thieren, dem Gecko und den Nachtraubvögeln; diese geht einher mit einer sehr beträchtlichen Größe der ganzen Linse, auf deren Bedeutung schon früher hingewiesen wurde. Jedes Thier muss, damit seine Existenz gesichert sei, in irgend etwas seinen Feinden oder seiner Beute überlegen sein. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass ein Auge mit weiter Pupille und großer Linse, also ein Auge, in das möglichst viel Licht einfallen kann, einem nächtlichen Thiere viel nützlicher ist, als ein Auge mit relativ kleiner Linse und enger Pupille, und wir erblicken daher in dem Verhalten der Linse der nächtlichen Thiere auch wieder nur ein Beispiel von weitgehender funktioneller Anpassung. — Auf das abweichende Verhalten der Linse des Kiwi möchte ich kein allzugroßes Gewicht legen. Die Angaben über die Lebensweise dieser Thiere scheinen sich hauptsächlich auf Beobachtungen über ihr Verhalten in der Gefangenschaft und auf vielleicht nicht ganz verlässliche Aussagen der Eingeborenen Neuseelands zu gründen und es dürften daher noch genauere Beobachtungen abzuwarten sein. —

In höchstem Grade auffallend ist der von dem gewöhnlichen Typus der Sauropsidenlinse ganz abweichende Bau der Schlangenlinse, vor Allem der Bau der Linse der Nattern und Vipern. Wenn man sieht, wie sehr bei den Wirbelthieren die Art der Bewegung die Accommodation beeinflusst und wie diese wieder im Bau der Linse zum Ausdrucke kommt, so fühlt man sich unwillkürlich veranlasst, auch bei den Schlangen einen derartigen Zusammenhang zu vermuthen. In der That ist ja auch die Art ihrer Bewegung eine ganz merkwürdige und eigenartige, von der ihrer Verwandten auffallend verschiedene. Nun hat Theodor Beer unlängst gezeigt, dass auch ihre Accommodation von der aller anderen Reptilien sehr auffallend abweicht, indem die Linse dabei kaum irgend eine Veränderung ihrer Form

erfährt. Man kann allerdings einwenden, dass auch die Blindschleiche und der Scheltopusik sich ähnlich, wie die Schlangen, bewegen und doch nicht den gleichen eigenthümlichen Bau der Linse zeigen. Aber die Blindschleiche und der Scheltopusik sind eben Saurier und sie halten an ihrem ererbten Besitz, wenn dieser ihnen nicht direkt zum Schaden gereicht, mit großer Zähigkeit fest. —

Ich gehe nun wieder zur Beschreibung der eigentlichen Linsenfasern über. Wie in den bisher besprochenen Thierklassen haben wir auch bei den Vögeln Centralfasern, Übergangsfasern und Haupt- oder Grundfasern zu unterscheiden. Central- und Übergangsfasern setzen stets nur einen verhältnismäßig kleinen Theil der ganzen Linse zusammen. Sie bilden eine Masse, deren Durchmesser beim Wellenpapagei ungefähr 0,06, bei der Ente 1,3, bei der Krähe und dem Huhn 1,0, bei der Taube 0,8 und bei der Uferschwalbe 0,55 mm beträgt. Von dieser Masse nimmt wieder die eigentliche Centralfasermasse weitaus den größten Raum ein, so dass dieselbe, wie schon aus dem im entwicklungsgeschichtlichen Theile Gesagten hervorgeht, z. B. beim Huhn ungefähr 0,8 mm im Durchmesser hält, während die Übergangszone nur etwa 0,1 mm dick ist; bei der Ente beträgt der Durchmesser der Centralfasermasse etwa 1,0, die Dicke der Übergangszone 0,15 mm. Daraus geht hervor, dass die Umordnung der Fasern zu radiär gestellten Lamellen sehr rasch erfolgt. — Die Centralfasermasse hat eine kugelige oder ellipsoidische Form und ist in letzterem Falle so gestellt, dass die lange Achse des Ellipsoids mit der Linsenachse zusammenfällt. Sie liegt aber keineswegs immer im Centrum der Linse, sondern scheint sogar in der Regel nach vorn verschoben zu sein. Vielleicht machen nur die Nachtraubvögel hiervon eine Ausnahme, indem bei ihnen, wie es scheint, die Centralfasermasse hinter dem Mittelpunkt der Linsenachse liegt. — Die Centralfasern haben unregelmäßige, rundliche oder polygonale Querschnitte von sehr wechselnder Größe; sie grenzen sich stets sehr scharf von einander ab und sind deutlich koncentrisch über einander gelagert, ohne aber zu Schichten geordnet zu sein. (Vgl. die Textfig. 44 vom Huhn und die Figg. 1 u. 3, Taf. XVI von der Taube und der Uferschwalbe.) Auf dem Meridionalschnitt sieht die Centralfasermasse bei der Taube so aus, wie sie auf Taf. XV, Fig. 6 dargestellt ist. Die Fasern sind also stellenweise spindelförmig aufgetrieben und enthalten in ihrem Innern eigenthümliche schollenartige Massen. Außerdem lassen sie sehr oft ungefähr in der Mitte ihrer Länge einen hellen Raum von ovaler Form, etwas

größer als ein Zellkern, erkennen, der indessen nie chromatische Substanz umschließt. Ich halte es für wahrscheinlich, dass wir darin einen Rest jenes hellen Hofes zu erblicken haben, der beim Kernschwund im Innern der Fasern zurückbleibt.

Eine ganz gewöhnliche Erscheinung besteht darin, dass sich in die Central- und Übergangsfasern, dann aber auch in die tiefstgelegenen Fasern der Radiärlamellen Luft in sehr fein vertheiltem Zustande einlagert. Gewöhnlich füllt dieselbe die hellen Höfe der Fasern aus, die nun bei durchfallendem Lichte wie von schwarzen Körnchen durchsetzt erscheinen. Wie die Luft in die Fasern gelangt, ist schwer zu sagen. Jedenfalls geschieht es nicht erst nach dem Schneiden, sondern entweder beim Schneiden selbst oder schon beim Einbetten der Linsen in Paraffin.

Von den Übergangsfasern ist wenig zu sagen. Sie sind in Textfig. 44 vom Huhn und in den Figg. 1 und 3, Taf. XVI von der Taube und der Uferschwalbe abgebildet. Sie verhalten sich wesentlich so, wie bei den Reptilien; die Fasern nehmen also allmählich die Form sechsseitiger Prismen an und ordnen sich zu radiären Lamellen, die allerdings zunächst noch ziemlich unregelmäßig sind und zahlreiche Theilungen und Intercalationen aufweisen. Auch in den Übergangsfasern sieht man sehr häufig helle Räume, die als Reste der Kernhöfe zu deuten sind.

Die Hauptmasse der Linse wird, wie überall, so auch bei den Vögeln von den zu radiären Lamellen geordneten Haupt- oder Grundfasern aufgebaut. Die Zahl der Radiärlamellen ist in den einzelnen Arten folgende:

Melopsittacus undul.	336
Palaeornis torquat. ca.	520
———	
Anser cinereus dom.	809
Anas boschas dom. .	807
———	
Gallus domesticus. .	666 (676)
Tetrao tetrix.	714
Bonasia sylvestris. .	625
———	
Columba livia domest.	627 (640)
———	
Astur palumbarius ca.	1180
Athene noctua. . . .	1550—1600
Otus sylvestris . . .	2460
———	
Garrulus glandarius.	787
Corvus corone . . .	854
Emberiza hortulana.	434
Pyrrhula vulgaris . .	478
Fringilla coelebs . .	433
Carduelis elegans . .	358
Alauda arvensis . . .	508
Hirundo rustica . . .	512
Hirundo riparia . . .	493
Hirundo urbica . . .	485
Cypselus apus. . . .	486

Die in Klammern angeführten Zahlen beziehen sich auf ein zweites Exemplar derselben Art.

Aus dieser Zusammenstellung geht vor Allem hervor, dass die Zahl der Radiärlamellen bei den Vögeln eine viel größere ist, als bei den Reptilien und speciell den mit den Vögeln am nächsten verwandten Sauriern. Dies gilt auch für die Papageien, deren Linsen in ihrer Form und in dem feineren Bau des Ringwulstes eine weitgehende Übereinstimmung mit den Linsen der Saurier und vor Allem der Eidechsen zeigen. Immerhin kommt aber gerade bei den Papageien die kleinste Zahl vor, die mir begegnet ist. Aber auch die Gangvögel zeichnen sich der Mehrzahl nach durch eine geringe Lamellenzahl aus. Weitaus die größten Zahlen trifft man bei den Raubvögeln.

Zweitens sieht man, dass die Arten verwandter Familien mit einander mehr übereinstimmen, als mit den Familien anderer Ordnungen, und dass innerhalb einer und derselben Ordnung die größeren Formen mehr Lamellen besitzen, als die kleineren. So haben z. B. unter den Gangvögeln die Krähe und der Nussheher mehr Lamellen, als die Singvögel, Schwalben und Segler; dasselbe gilt von den Papageien: der Halsbandpapagei besitzt mehr Lamellen, als der kleine Wellenpapagei.

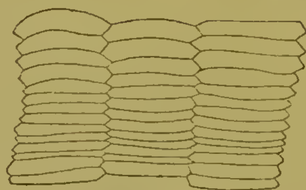
Endlich drittens geht aus der Zusammenstellung hervor, dass weitaus die größte Zahl von Lamellen die Nachtraubvögel besitzen. Diese Thatsache erinnert an die relativ große Lamellenzahl anderer nächtlicher Thiere: des Gecko unter den Sauriern und der Chimaera unter den Selachiern. Sie wird uns verständlich, wenn wir uns der relativ bedeutenden Größe der Linsen dieser Thiere erinnern.

Die Regelmäßigkeit der Lamellen ist eine sehr große. Theilungen und Intercalationen kommen nur in größerer Tiefe, an der Grenze gegen die Übergangszone, vor; aber auch hier sind sie selten. Fig. 1, Taf. XVI zeigt uns einen Sector eines Äquatorialschnittes einer Taubenlinse. Ich habe absichtlich eine Stelle ausgewählt, an welcher einzelne Lamellen aus einander gewichen sind, so dass Spalträume zwischen ihnen sichtbar wurden. Von einer Schichtung ist nirgends eine Spur zu finden.

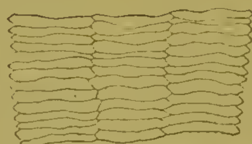
Wenn aber auch größere Unregelmäßigkeiten fast ganz fehlen, so kommen doch Störungen geringeren Grades keineswegs selten vor. Namentlich trifft man oft Fasern von doppelter Breite, wie solche auch an der citirten Figur zu sehen sind. Ferner stößt man häufig auf Bilder ähnlich dem, welches die Textfig. 36 *c* vom Alligator zeigt. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Unregel-

mäßigkeiten um so häufiger werden, je mehr sich die Fasern von der Oberfläche entfernen.

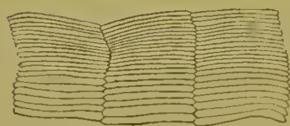
Wie überall werden die Lamellen von innen nach außen breiter; demnach nimmt auch die Breite der Fasern in derselben Richtung zu, während gleichzeitig ihre Dicke abnimmt. Die dicksten, aber zugleich schmalsten Fasern trifft man also innen, die dünnsten, zugleich breitesten außen (vgl. Fig. 1, Taf. XVI). Übrigens sind die Fasern nicht bloß in Beziehung auf ihre Breite und Dicke, sondern auch hinsichtlich ihrer Form ungemein veränderlich. Sie sind eben



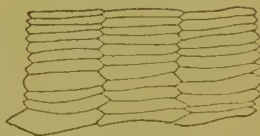
Textfig. 79.
Wellenpapagei.



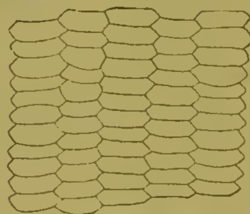
Textfig. 80.
Gans.



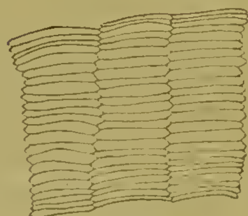
Textfig. 81.
Huhn.



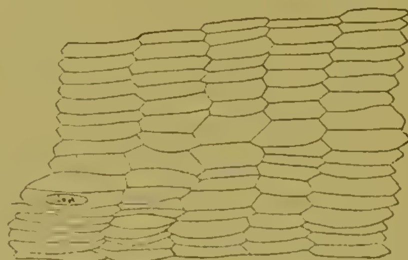
Textfig. 82.
Hühnerhabicht.



Textfig. 83.
Waldeule.



Textfig. 84.
Gimpel.

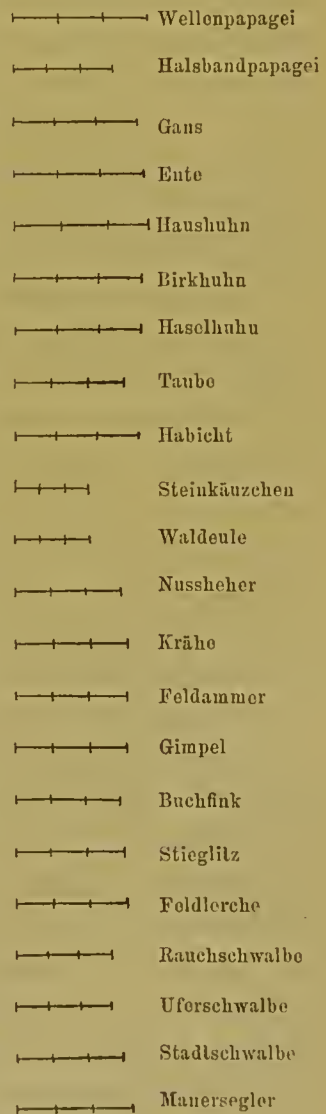


Textfig. 85.
Mauersegler.

überaus plastische Gebilde, welche auf den leisesten Druck hin ihre Form verändern. Damit hängt es auch zusammen, dass selbst bei der vorsichtigsten Fixirung Unregelmäßigkeiten nicht ganz zu vermeiden sind. Wenn man bei der Präparation an einer Stelle etwas mehr vom Glaskörper entfernt, so dass hier die Fixirungsflüssigkeit

rascher auf den Ciliarkörper und die Linse einzuwirken vermag, so genügt dies, um Störungen leichteren Grades hervorzurufen.

Die Plasticität der Fasern nimmt, wie ich aus der Form ihrer Querschnitte schließe, von innen nach außen zu; sie ist also bei den oberflächlichsten Fasern am größten, bei den tiefsten am geringsten. Sie ist stets größer, als bei den Reptilien, mit Ausnahme des Chamäleons. So bedeutende Störungen im Verlauf der Lamellen, bedingt durch Unregelmäßigkeiten der Faserquerschnitte, wie sie uns hier begegnet sind, kommen bei den Vögeln allerdings nicht vor. Nur beim Mauersegler beobachtete ich an einzelnen Stellen der Äquatorialschnitte ähnliche, wiewohl lange nicht so bedeutende Unregelmäßigkeiten.



Textfig. 86.

Ich habe in den vorstehenden Skizzen einige Faserquerschnitte des Wellenpapageies (Fig. 79), der Gans (Fig. 80), des Huhns (Fig. 81), des Hühnerhabichts (Fig. 82), der Waldeule (Fig. 83), des Gimpels (Fig. 84) und des Mauerseglers (Fig. 85) bei 500facher Vergrößerung wiedergegeben. Außerdem sind in der Textfigur 86 die Faserbreiten der untersuchten Arten mit Ausnahme des Kiwi, bei 250facher Vergrößerung aufgetragen. Wie früher bei den Reptilien, sind, um die Unterschiede deutlicher hervortreten zu lassen, immer drei Faserbreiten gezeichnet. Beim Kiwi waren die Faserquerschnitte zu undeutlich, um sie sicher messen zu können. Ein Vergleich dieser Zusammenstellung mit der in Textfig. 42 gegebenen lehrt, dass die Faserbreite bei den Vögeln eine sehr viel geringere ist, als bei den Reptilien. Es hängt dies in erster Linie mit der viel geringeren Zahl der Radiärlamellen der letzteren zusammen. Ferner ist es auffallend, dass bei den Vögeln viel geringere Differenzen zwischen den Faserbreiten der verschiedenen Arten vorkommen, als bei den Reptilien. Nur die Nachtraubvögel entfernen sich in der Faserbreite erheblich von den übrigen Vögeln, indem sie auffallend schmale Fasern besitzen; es hängt dies in erster Linie mit der großen Lamellenzahl derselben zusammen.

Äquatorialschnitte zeigen nicht selten an der Oberfläche der Linsenfasermasse eigenthümliche wellenförmige Biegungen, die nicht etwa dadurch entstehen, dass die Radiärlamellen regelmäßig hin- und hergebogen sind, sondern die sich stets über mehrere Lamellen erstrecken. Einige solcher Wellen sind auf Taf. XVI, Fig. 2 von der Taube abgebildet. Sie sind um so deutlicher, je deutlicher die Wirbel des Ringwulstes sind. Bei der Taube scheint ihre Zahl der Zahl dieser Wirbel genau zu entsprechen; beim Mauersegler sind sie vielleicht nur halb so zahlreich, als die hellen Streifen in der äußeren Hälfte des Ringwulstes. Sie weisen, wie ich glaube, darauf hin, dass der Druck, welcher von den Ciliarfortsätzen auf den Ringwulst ausgeübt wird, sich auch auf die Linsenfasermasse fortpflanzt. Wie gesagt, sind sie stets nur an der Oberfläche der Linsenfasermasse zu sehen; bei der Taube reichen sie etwa 0,15 mm weit in die Tiefe.

Über die Krümmungen der Fasern geben Meridionalschnitte Aufschluss. Man sieht an denselben, dass nur die centralsten und zugleich kürzesten Fasern ganz oder fast ganz geradegestreckt sind, dass sich dann an diese zunächst Fasern von sehr flacher Krümmung anschließen (Taf. XV, Fig. 6) und dass weiter nach außen der Krümmungsradius in demselben Maße sich verkürzt, als die Länge der Fasern wächst. Die Grenzen der Fasern rufen auch hier den Eindruck concentrisch geschichteter Lamellen hervor; aber es ist auch hier zu bedenken, dass die vermeintlichen Schichtungslinien nichts Anderes, als die Grenzlinien der einzelnen Fasern sind.

Schon die außerordentlich verschiedene Gestalt der Linsenfasermasse, wie sie uns in den Textfiguren 69—78 entgegentritt, lässt vermuthen, dass der geschilderte Verlauf der Fasern nicht auch für die äußersten Grund- oder Hauptfasern gelten kann. Der Verlauf dieser letzteren ist bei den Linsen mit wenig oder mäßig entwickeltem Ringwulst ungefähr der in dem Schema der Eidechsenlinse (Textfig. 33) angegebene, bei den Linsen mit mächtigem Ringwulst dagegen, vor Allem den Singvögeln, Schwalben und Seglern, nähert er sich dem in dem Schema der Chamäleonlinse (Textfig. 34) angegebenen. Die größten Verschiedenheiten machen sich in dem Verlauf der jüngsten Fasern, derjenigen, welche noch nicht ihre volle Länge erreicht haben, bemerkbar. Diese sind nicht selten mehr oder weniger S-förmig gebogen oder weisen auch wohl andere, nicht näher zu beschreibende Krümmungen auf.

Es wäre von großem physikalischen Interesse, etwas über die Art der Lichtbrechung solcher Linsen, wie es die Schwalben- oder

Seglerlinsen sind, zu erfahren. Dass auch sie scharfe, nicht verzerrte Bilder geben, davon habe ich mich beim Mauersegler selbst überzeugt. Von der Säugethierlinse wissen wir, dass sie kein optisch homogener Körper ist, sondern dass ihr Brechungsindex von außen nach innen konstant zunimmt. Dasselbe dürfen wir wohl auch von der Linse der Vögel erwarten und vielleicht wird daraus auch die Art der Lichtbrechung derselben verständlich. Andererseits kann es nach dem früher Mitgetheilten als in hohem Grade wahrscheinlich bezeichnet werden, dass sich die Brechkraft der Linse unter dem Einflusse des Ringwulstes ändert.

Die jüngsten Linsenfasern lassen, abgesehen von ihrer eigenartigen Krümmung, noch eine andere auffallende Erscheinung erkennen. Sie sind nämlich an ihren Enden zu langgestreckten, auf dem Meridionalschnitte dreieckigen Kolben angeschwollen, die an ihrem breiten Ende eine ganz homogene Beschaffenheit besitzen. In den vorderen Kolben, welche direkt an die Unterfläche des Ringwulstes, bezw. des Linsenepithels heranreichen, bemerkt man zuweilen rundliche oder ovale, mit einer hellen Substanz erfüllte Vacuolen. Je länger die Fasern werden, um so kleiner werden die Kolben, bis sie endlich ganz verschwinden. Stets sind aber die Kolben an den hinteren Faserenden dünner, als an den vorderen.

Ich habe nun noch einige Worte über die Kernzone und den Kernschwund zu sagen. Die Kernzone zeigt überall wesentlich das gleiche Verhalten; sie zieht von der Epithelgrenze parallel der Oberfläche der Linsenfasermasse und in geringer Entfernung von derselben nach vorn ungefähr bis zur Äquatorialebene und senkt sich hier, indem sich die Kerne zerstreuen, in die Tiefe. Geringfügige Abweichungen von diesem Verhalten können immerhin vorkommen. So reicht z. B. die Kernzone bei den Tauben, Schwalben und Seglern bis vor die Äquatorialebene. Andererseits scheint sie bei den Nachtraubvögeln dieselbe nicht ganz zu erreichen.

Vom Kernschwund erhält man genau dieselben Bilder, wie bei den Reptilien, speciell bei den Eidechsen. Nichtsdestoweniger möchte ich für eine Detailuntersuchung der Erscheinungen des Kernschwundes die Linse der Eidechsen mehr, als die der Vögel empfehlen. Wie bei den Eidechsen zieht sich das Chromatin immer mehr zusammen und stellt schließlich ein kleines, fast punktförmiges, intensiv gefärbtes Korn dar. In demselben Maße, als sich das Chromatin verdichtet, nimmt der helle Hof, der dasselbe umgiebt, an Ausdehnung zu. Das Chromatin schwindet schließlich auch aus dem kleinen Korn, in dem

es noch enthalten war, während dieses selbst noch als punktförmige, fast farblose Masse zurückbleibt. Ob auch sie endlich schwindet, kann ich nicht bestimmt sagen. Jedenfalls bleibt der helle Hof in sehr vielen Fällen, wenn nicht vielleicht immer, erhalten. Er ist aber nicht immer mit gleicher Leichtigkeit und Sicherheit nachzuweisen. Sehr leicht lässt er sich bei den Schwalben und dem Mauersegler bis zur Centralfasermasse verfolgen. Fälle dagegen, in denen, wie beim Chamäleon, auch noch die Centralfasern chromatische Kernreste enthalten, sind mir bei den Vögeln nicht vorgekommen. Jede Faser enthält nur einen Kern, bezw. einen Kernhof. Wenigstens habe ich Fasern mit mehr als einem Kern nie finden können. Selbstverständlich darf man diese Frage nicht nach Zupfpräparaten oder Schiefschnitten beurtheilen; hier sind nur solche Meridionalschnitte entscheidend, welche genau durch die Mitte der Linse gehen.

Dort, wo die Kerne liegen, sind die Fasern häufig, aber nicht immer, spindelförmig angeschwollen; dies gilt namentlich auch für die tieferen Fasern, in denen zwar keine eigentlichen Kerne, wohl aber noch Kernhöfe zu sehen sind. Nicht selten grenzen sich die jungen Fasern ähnlich, wie dies früher schon vom Wellenpapagei berichtet wurde, durch wellenförmige Kontouren gegen einander ab. Im Übrigen sieht man sehr oft zwischen den Fasern kleine Spalträume von ovaler Form und variabler Größe. —

Zum Schlusse will ich noch ein paar Worte über die Kapsel sagen. Mit Ausnahme des Kiwi scheint sie nirgends geschichtet zu sein; beim Kiwi dagegen besteht sie allem Anscheine nach aus einer dünnen äußeren und einer dicken inneren Schicht.

Ich habe für ihre Dicke bei einigen der untersuchten Arten, so weit eine Messung überhaupt ausführbar war, folgende Werthe gefunden:

	Vorderfläche	Ringwulst			Hinterfläche
		vorn	mitten	hinten	
Kiwi	0,008	0,008	0,01	0,004	
Wellenpapagei .	0,0025	0,002	0,0015	0,0005	
Haushuhn . . .	—	0,003	0,006	0,003	
Taube	0,0015	0,0025	0,005	0,0015	
Habicht.	0,004	0,003	0,004	0,002	0,002
Krähe	0,0035	0,002	0,004	000,2	0,0015
Feldammer . . .	0,002	—	0,003		
Stadtschwalbe .	—	0,001	0,002		
Mauersegler . .	0,002	—	0,002		

Natürlich können solche Messungen nur approximative Werthe geben. Immerhin geht aus denselben zunächst hervor, dass die Kapsel beim Kiwi weitaus am dicksten ist. Ferner ist aus ihnen zu entnehmen, dass sie fast ausnahmslos über der Mitte des Ringwulstes oder vielleicht richtiger, über seinem Scheitel am dicksten ist und dass sie von hier nach vorn und hinten dünner wird, und zwar nach hinten rascher, als nach vorn. In jenen Fällen, in denen sie auch an der Hinterfläche gut erhalten war, war sie hier immer erheblich dünner, als vorn. Eine Struktur konnte ich an ihr nie wahrnehmen; aber ich kann die Möglichkeit nicht ausschließen, dass sich eine solche bei geeigneter Behandlung und speciell darauf gerichteter Aufmerksamkeit werde nachweisen lassen. —

Was die Litteratur betrifft, so muss ich gestehen, dass ich seit dem Beginn meiner Untersuchungen über den Bau der Linse die Sorge nicht los werden konnte, die eine oder andere Arbeit von einiger Wichtigkeit übersehen zu haben. Diese Sorge wurde bei der Untersuchung der Vogellinse ganz besonders lebhaft. Es schien mir fast unmöglich, dass ein Organ von so großem Interesse und so merkwürdigem Bau so ungenügend bekannt sein sollte. Aber ich wurde immer wieder zu dem Schlusse geführt, dass die wirklichen oder vermeintlichen Schwierigkeiten, die sich der Untersuchung der Linse entgegenstellen, Schuld an dem mangelhaften Stande unserer Kenntnisse tragen dürften. — Wie ich einer Arbeit HEINRICH MÜLLER's entnehme, hatte schon TREVIRANUS bemerkt, »dass beim Falken und anderen Vögeln die Fasern der äußeren Linsenschicht schief gegen den Umfang der Linse gerichtet sind, während der Kern aus über einander gelagerten Blättern besteht«. Aber erst BRÜCKE[1] beschrieb, offenbar ohne etwas von der Mittheilung TREVIRANUS' zu wissen, diese Schicht als einen Ring, der die Linse umschließt, wie das Metall einen à jour gefassten Stein umschließt. Es ist interessant, dass BRÜCKE diese Beobachtung zuerst an der Linse eines Uhu, also eines Nachtraubvogels, machte, bei dem der Ringwulst viel kleiner ist, als bei der Mehrzahl der anderen Vögel. BRÜCKE fand, dass der von ihm gefundene Ring »an dem geschichteten Baue der Linse keinen Antheil hatte, sondern aus lauter sehr regelmäßig neben einander liegenden geraden Fasern bestand, welche radial

[1] E. BRÜCKE, Über einen eigenthümlichen Ring an der Krystalllinse der Vögel. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medicin. Jahrg. 1847.

gegen die Achse der Linse und senkrecht auf die Richtung derselben gestellt waren«. Diesen Ring fand BRÜCKE später in allen Vogelaugen, die er untersuchte, bemerkte aber zugleich, dass er in den verschiedenen Familien von sehr ungleicher Größe ist. Am größten fand er ihn bei den Raubvögeln, »deren Augen sich durch eine wenig gewölbte Linse auszeichnen«. »Bei den jungen Vögeln hat der Ring«, wie BRÜCKE weiter mittheilt, »schon ziemlich dieselbe Breite, wie bei den alten; er ist aber so dünn, wie ein Kartenblatt«. Schon BRÜCKE dachte an die Möglichkeit, dass er bei der Accommodation eine Rolle spielen könnte; er schreibt nämlich: »Vielleicht ist die Stellung (der Fasern des Ringes) im Leben Veränderungen unterworfen, welche mit der Aktion des CRAMPTON'schen Muskels und des Spannmuskels der Choroidea zusammenhängen«. — Die erste, eingehendere Beschreibung des Ringwulstes, sowie der Linse der Vögel überhaupt verdanken wir HEINRICH MÜLLER[1]. Seine Untersuchungen bezogen sich hauptsächlich auf den Hühnerhabicht (Falco [Astur] palumbarius). Er stellte zunächst fest, dass »der von BRÜCKE beschriebene Ring nach rückwärts direkt in die koncentrisch geschichteten Linsenfasern übergeht, während er gegen die Vorderfläche der Linse in die Zellenschicht sich fortsetzt, welche der Kapsel innen anliegt als sogenanntes Epithel derselben«. Damit war zuerst der Beweis geliefert, dass der Ringwulst im Grunde nichts Anderes, als eine besonders differenzirte Bildung des Epithels vorstellt. Die Beschreibung, welche MÜLLER von den »radialen Fasern« des Ringwulstes giebt, ist nicht ganz richtig; sie trifft eigentlich nur für die Fasern der vorderen und hinteren Grenze, nicht aber auch für die der Hauptmasse des Ringwulstes zu. MÜLLER scheint der Ansicht gewesen zu sein, dass die Fasern des Ringwulstes durchweg einfache Prismen ohne jegliche weitere Differenzirung vorstellen. Die spindelförmigen Anschwellungen der Fasern hat er wohl gesehen, jedoch schreibt er: »Wo beträchtliche Einschnürungen und wieder blasige Ausdehnungen an denselben vorkommen, glaube ich eine Leichenerscheinung annehmen zu müssen, welche namentlich bei Wasserzusatz sehr rasch eintritt.« Dass diese Annahme unberechtigt ist, glaube ich nach dem früher Mitgetheilten nicht noch besonders be-

---

[1] HEINRICH MÜLLER, Über den Accommodationsapparat im Auge der Vögel, besonders der Falken. Arch. f. Ophthalm. Bd. III. 1857. Auch enthalten in H. MÜLLER's gesammelten Schriften, Bd. I, herausgeg. von OTTO BECKER. Leipzig 1872.

tonen zu müssen. Richtig ist dagegen, was MÜLLER über die Lage der Kerne der Ringwulstfasern sagt. Er schreibt: »In den Fasern des Ringes liegen sie, bisweilen wenig sichtbar, nahe dem äußeren Ende, etwa 0,05 mm davon entfernt, aber nicht alle in gleicher Höhe. Beim Übergang in die koncentrischen Schichten entfernen sich die Kerne von dem äußeren (später hinteren) Ende der Fasern und kommen mehr in die Mitte derselben zu liegen. Es lässt sich dann die Kernzone in der koncentrischen Faserung noch eine Strecke weit einwärts verfolgen, und zwar in einer Linie, welche in einiger Entfernung von der den Ring abgrenzenden Spalte nach vorn zieht. . . . Mehr als einen Kern habe ich nie in einer Faser gesehen; der Anschein entsteht sehr leicht, wenn mehrere der dünnen Fasern sich decken. Es sind somit die Fasern des koncentrisch geschichteten Linsentheils als nach zwei Seiten ausgewachsene Zellen zu betrachten, die Fasern des Ringes aber als vorwiegend nach einer Richtung verlängerte.« Wie schon BRÜCKE hat auch H. MÜLLER an die Möglichkeit gedacht, dass »die Eigenthümlichkeit der Struktur der Krystalllinse bei den Vögeln für die Accommodation von Einfluss« sein könnte. Er bemerkt darüber u. A. Folgendes: Es wäre »vielleicht daran zu denken, ob nicht die Kompression der Linse von Seiten des Ciliarkörpers dadurch besonders für die Mitte der Linse wirksamer wird, dass sie am Rande zunächst jenen Ring trifft, dessen Fasern mit ihrer Achse in der Richtung des ausgeübten Druckes stehen, oder ob etwa die Elasticität der Linse durch jene Anordnung eine vollkommenere wird«.

Am eingehendsten hat sich HENLE[1] mit der Linse der Vögel beschäftigt; aber seine Resultate gehen nicht wesentlich über jene H. MÜLLER's hinaus. HENLE meint, dass sich die Ringwulstfasern »gegenüber der großen Mannigfaltigkeit der Gestalten, welche die eigentlichen Linsenfasern darbieten, durch Gleichförmigkeit auszeichnen, so dass nicht einmal die Fasern des Ringwulstes der Vögel und der Reptilien anders als durch eine etwas größere Widerstandsfähigkeit der letzteren, von einander unterschieden sind«. Dem gegenüber kann auf die oben mitgetheilten Beobachtungen verwiesen werden, welche zeigen, dass die Mannigfaltigkeit der Ringwulstfasern doch wohl eine sehr viel größere genannt werden muss, als die der Linsenfasern im engeren Sinn. Auch HENLE scheint die Schwierig-

[1] J. HENLE, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abhandl. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Bd. XXIII. 1878.

keiten der Untersuchung nicht überwunden zu haben; sonst könnte er nicht schreiben: Die Fasern, »welche ich für die am besten konservirten halten muss, fand ich in der ganzen Länge gleichmäßig dick«; ferner: »kolbig angeschwollen findet man es (das innere Ende der Ringwulstfasern) nur, wenn Ringwulst und meridionale Fasern durch eine Schicht Flüssigkeit von einander getrennt sind«. Richtiger ist, was er von den Kernen mittheilt, aber es enthält gegenüber den Mittheilungen H. Müller's nichts Neues.

Wichtige Angaben enthält der vergleichend-anatomische Theil der Henle'schen Abhandlung. Hier theilt er mit, dass »die generischen Verschiedenheiten der Ringwülste auf Unterschieden ihrer Breite im Vergleich zum meridionalfaserigen Theil der Linse beruhen. Unter den Vögeln sind es die Passeres (Insessores), an deren Linse der Ringwulst den größten Antheil hat; ihnen zunächst stehen die Tagraubvögel, dann folgen die hühnerartigen und Wasservögel. Den schmalsten Ringwulst besitzt die Linse der Eulen und des Straußes«. Diese Angaben lassen sich zum Theil ganz gut mit meinen Ergebnissen in Einklang bringen. Interessant ist, dass die Linse des Straußes, welche zu untersuchen ich selbst keine Gelegenheit hatte, einen relativ kleinen Ringwulst besitzt; sie dürfte sich also in dieser Hinsicht an die Linse des Kiwi anlehnen. — Merkwürdig ist, was Henle von »Faltungen« des Ringwulstes junger Hühner und vor Allem des Mauerseglers berichtet; von der letztgenannten Art giebt er auch eine Abbildung, bemerkt aber dazu: »Ich muss hinzufügen, dass ich die komplicirten Ringwülste, die mir im ersten Sommer an allen Exemplaren der genannten Vogelart (Cypselus apus), deren ich habhaft wurde, auffielen, an den Exemplaren des folgenden Jahres nicht wieder fand. Ich kann desshalb nicht umhin zu vermuthen, dass in jenen Formen eine Anomalie, und zwar eine epidemische vorgelegen habe«. Was mich betrifft, so möchte ich eher glauben, dass Henle die Faltungen des Ringwulstes selbst erzeugt hat, etwa, indem er die Linsen vor der Fixirung mit den Fingern oder mit der Pincette anfasste und den Ringwulst dadurch in Unordnung brachte. Auch andere Angaben lassen mich vermuthen, dass Henle die Linsen gewöhnlich nicht in situ fixirt, sondern schon vor der Fixirung aus dem Auge entfernt hat. Nur so kann ich es mir erklären, dass Henle die Formdifferenzen der verschiedenen Vogellinsen so ganz übersehen hat, und dass in seinen Abbildungen die Linsen des Mauerseglers, der Feldlerche, der Stadtschwalbe, der Hausgans, des Haushuhns, des Hühnerhabichts und des Waldkauzes so ganz und gar dieselbe

Form haben. Daraus dürfte wohl auch bis zu einem gewissen Grade die große Verschiedenheit zwischen HENLE's und meinen Maßangaben eine Erklärung finden. Nirgends ist es mir so sehr, wie gerade bei der Untersuchung der Vogellinse aufgefallen, wie sehr sich meine Arbeit von derjenigen HENLE's unterscheidet; sie weicht von ihr nicht bloß in Beziehung auf die Gesichtspunkte, von denen sie ausgeht, sondern auch in Beziehung auf die Ziele, die sie verfolgt, grundsätzlich ab. Fast Alles, was HENLE wichtig und interessant findet, erscheint mir von untergeordneter Bedeutung, und fast Alles, worüber er nur ganz kurz hinweggeht, erregt mein lebhaftes Interesse. Dies kann mich selbstverständlich nicht hindern, den außerordentlichen Fleiß und die Umsicht, mit der HENLE's Arbeit durchgeführt ist, voll und ganz anzuerkennen.

Fast gleichzeitig mit HENLE's Arbeit erschien eine Abhandlung RITTER's[1], die sich ganz ausschließlich mit dem Bau der »Radiärfaserschicht der Vogellinse« beschäftigte. Dieselbe enthält neben vereinzelten leidlich guten Beobachtungen eine Menge höchst merkwürdiger Angaben und gipfelt in dem vermeintlichen Nachweis spiralig gewundener, zuweilen leicht quergestreifter Körper in den inneren Theilen der Ringwulstfasern. RITTER scheint seiner Entdeckung zwar selbst kein allzugroßes Vertrauen geschenkt zu haben; denn er schließt mit den resignirten Worten: »Die histologischen Ergebnisse werden Zweifel und Bedenken erregen, wie dies das Schicksal jeder histologischen Arbeit ist. Habent sua fata libelli!« Das hat ihn aber doch nicht gehindert, in seinem Befunde den »histologischen Beweis« für die Richtigkeit der schon von BRÜCKE und H. MÜLLER ausgesprochenen Vermuthung, dass der Ringwulst zu der Accommodation der Vögel in Beziehung stehe, zu erblicken.

Aus den letzten 20 Jahren ist noch einer kurzen Bemerkung BERGER's[2] über die Linsenkapsel zu gedenken. Es ist BERGER gelungen, die Kapsel bei der Taube durch Maceration in drei Lamellen zu zerlegen; indessen hebt er ausdrücklich hervor, dass sie auf dem Querschnitte keine Längsstreifung erkennen lasse.

Endlich muss noch einer Arbeit Erwähnung gethan werden, die, wenn sie auch im Übrigen rein physikalischen Inhaltes ist, doch auch die früher erörterte Frage der Bedeutung des Ringwulstes

[1] K. RITTER, Zur Histologie der Linse. 6. Über die Radiärfaserschicht der Vogellinse. v. GRAEFE's Arch. f. Ophthalmologie. XXIV. Jahrg. 1878.

[2] E. BERGER, Bemerkungen über die Linsenkapsel. Centralbl. f. Augenheilkunde. VI. Jahrg. 1882.

berührt. MATTHIESSEN[1] hat den physikalisch-optischen Bau des Vogelauges untersucht und ist dabei zu der Ansicht gelangt, »dass die Wirksamkeit des sogenannten Ringwulstes allein dioptrischen Zwecken dient«. Eine solche Ansicht ist vom anatomischen Standpunkte aus unhaltbar. Wie ich erwähnt habe, wird der Ringwulst selbst bei ad maximum erweiterter Pupille noch von der Iris bedeckt und daher von den einfallenden Lichtstrahlen nicht getroffen; ich habe ihn daher als optisch inaktiv bezeichnet. So dankbar es anerkannt werden muss, wenn sich ein Physiker Fragen, wie der vorliegenden, zuwendet, so ist doch zu bedenken, dass er sich der genauesten Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse nicht wird entschlagen können.

V. Säugethiere.

(Mit Tafel I—IV.)

A. Entwicklung. Die Entwicklung der Säugethierlinse unterscheidet sich in mehreren Punkten nicht unerheblich von der Entwicklung der Linse aller bisher betrachteten Formen. Ich habe dieselbe hauptsächlich am Kaninchen untersucht und werde mich daher auch in der Beschreibung zunächst an diese Form halten. Eine größere Reihe von Stadien habe ich auch vom Schwein, einzelne vom Schaf, der Katze und dem Menschen untersucht. Was ich über die Entwicklung der Linse des Maulwurfs mitzutheilen weiß, werde ich im Zusammenhang mit der Beschreibung der entwickelten Maulwurfslinse vorbringen.

Leider kann ich nicht so genau, wie vom Huhn und der Ente, angeben, wann beim Kaninchen die Entwicklung der Linse beginnt. Bei Embryonen von 9 Tagen 7 Stunden zieht das Ektoderm noch, ohne eine Verdickung zu zeigen, über die primäre Augenblase hinweg. Was aber an diesen Embryonen gegenüber den Embryonen aller anderen Wirbelthiere auffällt, ist, dass sich zwischen die Außenfläche der Augenblase und das Ektoderm eine dünne, aber allem Anscheine nach kontinuirliche Schicht locker mit einander verbundener Mesodermzellen einschiebt. Diese Thatsache ist um so auffallender, als bei einem viel jüngeren Embryo, einem solchen mit 10 Urwirbeln, das Mesoderm an dieser Stelle sicher fehlt; indessen beginnen sich schon bei einem Embryo mit 13 Urwirbeln von oben her einzelne Mesodermzellen und Gefäße in den Spaltraum zwischen Augenblase und Ektoderm einzudrängen.

[1] LUDWIG MATTHIESSEN, Über den physikalisch-optischen Bau des Auges der Vögel. PFLÜGER's Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXVIII. 1886.

Wesentlich dieselben Bilder, wie von Embryonen von 9 Tagen 7 Stunden, erhält man auch von etwas älteren Embryonen, solchen, bei welchen die Gehörbläschen schon im Begriffe stehen, sich vom Ektoderm abzuschnüren.

Der jüngste Embryo, der eine Linsenanlage erkennen ließ, dürfte etwa zehn Tage alt gewesen sein. Ich habe einen Schnitt durch die Augenanlage desselben in Fig. 1, Taf. I abgebildet. Man sieht an demselben die stark vorgewölbte primäre Augenblase und über derselben die gleichfalls gewölbte, sowohl dorsal- als ventralwärts ziemlich gut abgegrenzte Linsenplatte. Diese besteht aus einer einfachen Schicht kurzprismatischer Zellen. Zwischen Ektoderm und Augenblase liegen vereinzelte, spindelförmig ausgezogene Mesodermzellen; sie sind wohl von der früher viel mächtigeren, kontinuirlichen Mesodermschicht zurückgeblieben. In geringer Entfernung von der Linsenplatte bemerkt man im Mesoderm ziemlich weite Gefäßquerschnitte.

Was die Entwicklung der übrigen Sinnesorgane in diesem Stadium betrifft, so ist vor Allem zu bemerken, dass das Gehörbläschen bereits vollkommen vom Ektoderm abgelöst ist, dass aber die Stelle, an welcher die Ablösung erfolgte, noch als trichterförmige Einsenkung des Ektoderms deutlich erkannt werden kann. Eine Riechgrube ist zwar noch nicht vorhanden, aber die Riechplatte oder das sogenannte Riechfeld ist schon leidlich gut markirt. — Es ist von Interesse, die Wirbelthiere in Beziehung auf die relative Ausbildung ihrer Sinnesorgane mit einander zu vergleichen. Wie aus den früher mitgetheilten Thatsachen hervorgeht, ist bei Pristiurus in dem Stadium, in welchem sich die erste Anlage der Linsenplatte bemerkbar macht, das Gehörbläschen nicht bloß noch sehr weit offen, sondern es lässt sogar die Öffnung noch keine Tendenz erkennen, sich zu schließen. Ganz dasselbe gilt von der Eidechse, dem Huhn und der Ente. Beim Axolotl dagegen ist in dem entsprechenden Stadium ganz ähnlich, wie beim Kaninchen, das Gehörbläschen schon vollständig vom Ektoderm getrennt. Was die Riechgrube betrifft, so ist sie bei Pristiurus in diesem Stadium noch ganz seicht, etwas tiefer ist sie beim Axolotl und der Eidechse, dagegen fehlt sie noch vollständig bei den Vögeln und Säugethieren.

Ein Stadium, welches die Abflachung der Linsenplatte zeigte, besitze ich vom Kaninchen nicht; dagegen habe ich nicht weniger als 15 Embryonen untersucht, welche die Bildung des Linsenbläschens von der ersten Einsenkung an bis zur völligen Abschnürung zeigten.

Von diesen Embryonen stammten fünf aus einem und demselben Uterus; die anderen waren sämmtlich verschiedenen Mutterthieren entnommen. Von den fünf, aus dem gleichen Uterus stammenden Embryonen zeigte einer eine Linsengrube von mäßiger Tiefe, bei dreien war sie sehr tief eingesenkt und bei einem war das Linsenbläschen schon ganz geschlossen und stand eben im Begriff, sich vom Ektoderm abzulösen. Ich erwähne dies desshalb, weil es wieder die schon von anderer Seite hervorgehobene Thatsache illustrirt, dass die Embryonen aus einem und demselben Uterus durchaus nicht immer auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen; sie können vielmehr verschiedenen, allerdings nicht sehr weit aus einander liegenden Stadien angehören. Ich könnte auch mit Rücksicht auf die Entwicklung anderer Organe derartige Beispiele anführen. Am meisten ist mir diese Ungleichartigkeit in der Entwicklung bei der Katze aufgefallen. In solchen Fällen pflegen stets die der Tube zunächst gelegenen Embryonen die am wenigsten weit entwickelten zu sein.

Die seichteste Linsengrube, die ich beobachtete, ist auf Taf. I, Fig. 2 abgebildet. Sie wird ventralwärts allmählich tiefer und unterscheidet sich hierdurch sehr auffallend von der Linsengrube der Sauropsiden, die, wie wir gesehen haben, an ihrem dorsalen Ende tiefer ist, als an ihrem ventralen. Diese Eigenthümlichkeit scheint allen Säugethieren gemeinsam zu sein; wenigstens beschreibt sie Kessler vom Schaf und von der Maus und wir werden sehen, dass sich die Linsengrube des Maulwurfs ganz ähnlich verhält.

Die Linsenplatte ist an ihrem dorsalen Ende etwas schärfer begrenzt, als an ihrem ventralen. Sie besteht aus sehr hohen, schmalen Cylinderzellen, die so dicht gestellt sind, dass die Kerne nicht in einer Höhe Platz finden, sondern gezwungen sind, sich durch die ganze Dicke der Platte ziemlich gleichmäßig zu vertheilen. Trotz des letzteren Umstandes kann ich kaum daran zweifeln, dass das Epithel, ähnlich wie bei den Reptilien und Vögeln, als ein einschichtiges aufzufassen sei. Dafür scheint mir namentlich wieder die Lage der Theilungsfiguren zu sprechen, welche dieselbe ist, wie sonst in einschichtigen Cylinderepithelien. Auch beim Kaninchen liegen sie sämmtlich dicht unter der freien Fläche des Epithels.

Die Augenblase zeigt eine leichte Delle und wo diese am tiefsten ist, sind in ihre Wand kleine, rundliche, stark lichtbrechende, mit Boraxkarmin sich intensiv tingirende Körner eingelagert. Zwischen Augenblase und Boden der Linsengrube liegen einige plattgedrückte, spindelförmige Zellen, die man leicht für Mesodermzellen halten und

von den in früheren Stadien zweifellos daselbst vorhandenen Mesodermzellen abzuleiten sich veranlasst sehen könnte. Indessen halte ich es für wahrscheinlicher, dass wir es hier mit Gefäßsprossen zu thun haben, welche von unten her zwischen Linsenanlage und Augenblase eingewuchert sind; in der That trifft man auch in der Nähe des unteren Endes der Linsenplatte im Mesoderm ganz konstant ein größeres Gefäß, von dem man Sprossen nach aufwärts ziehen sieht. Damit soll übrigens keineswegs gesagt sein, dass nicht auch vereinzelte Mesodermzellen in Begleitung jener Gefäße eindringen können; nur glaube ich, dass diese Mesodermzellen gegenüber den Gefäßsprossen eine ganz untergeordnete Rolle spielen. Ähnlich wie an der ventralen Seite der Linsenanlage sieht man auch an der dorsalen im Mesoderm ganz regelmäßig einige größere Gefäßquerschnitte.

In diesem Stadium ist die Riechplatte schon deutlich abgeflacht, aber noch nicht grubig vertieft.

Bei einem etwas älteren Embryo, dessen Riechplatte eine eben merkliche Vertiefung erkennen ließ, war die Linsengrube etwas tiefer geworden (Fig. 3, Taf. I), bot aber im Übrigen das gleiche Bild.

Erheblich weiter war sie bei dem Embryo entwickelt, dem das Bild der Fig. 4 entnommen ist. Sie ist nicht bloß tiefer geworden, als sie früher war, sondern lässt auf dem Boden der Grube noch einen unregelmäßigen, von der Linsenplatte auf den meisten Schnitten sehr scharf abgegrenzten Zellhaufen erkennen. Aber so scharf diese Grenze in den meisten Fällen ist, so kann es doch nicht zweifelhaft sein, dass die Elemente des Zellhaufens aus der Wand der Linsengrube stammen; denn erstens findet sich der Zellhaufen gerade dort, wo am Boden der Linsengrube die meisten Theilungsfiguren vorkommen, und zweitens trifft man ab und zu auf Stellen, an denen die Grenze eine minder scharfe ist oder selbst vollständig fehlt. Hier sieht man dann, wie sich einzelne oberflächlich gelegene Zellen der Linsenplatte aus der Reihe ihrer Genossen herausdrängen, um in den Zellhaufen einzutreten. — Wenn nun aber auch die meisten Zellen, die sich aus der Oberfläche der Linsenplatte herausdrängen, sich dem Zellhaufen beimischen, so ist dies doch keineswegs bei allen der Fall. Man trifft vielmehr auch an anderen Stellen vereinzelte, dem Boden der Grube nur locker anhaftende Zellen. Alle diese aus dem epithelialen Verbande sich loslösenden Zellen, mögen sie nun dem Zellhaufen angehören oder eine isolirte Lage haben, zeichnen sich dadurch aus, dass sich ihre Kerne mit den gewöhnlichen Färbemitteln viel intensiver tingiren, als dies sonst zu sein

pflegt. Es weist dies auf eine mit dem beginnenden Zerfall einhergehende Umwandlung ihres chromatischen Gerüstes hin. In der That sieht man auch nach außen von dem Zellhaufen noch einige kugelige Gebilde, welche in ihrem Inneren statt eines Kernes nur mehr einige sehr scharf gefärbte, vollkommen homogene chromatische Klumpen oder Körner enthalten. Die Zellkerne scheinen also beim Zerfall ganz ähnliche Veränderungen zu erleiden, wie die Kerne der Linsenfasern in den verschiedenen Stadien ihres Schwundes.

Noch etwas tiefer ist die Linsengrube im Stadium der Fig. 5, Taf. I, sie ist namentlich auch dorsalwärts schärfer begrenzt als früher, indem ihr Rand hier lippenartig nach unten vorspringt. Im Übrigen bemerkt man dieselben Eigenthümlichkeiten, wie früher. — Zu dieser Zeit kann man die Linsengrube, namentlich wenn die Embryonen mit Boraxkarmin gefärbt sind, bei guter Beleuchtung schon mit freiem Auge deutlich erkennen.

Die Einstülpung schreitet rasch fort, und das Linsensäckchen wird immer tiefer. Ich habe in den Figg. 6 und 7, Taf. I zwei sich ziemlich eng an einander anschließende Stadien der Einstülpung wiedergegeben. Man sieht, dass sich auch in späteren Stadien das Linsensäckchen der Säugethiere von dem der Reptilien und Vögel dadurch unterscheidet, dass es sich ventralwärts mehr vertieft, als dorsalwärts, während bei diesen gerade das Umgekehrte der Fall ist; dazu kommt noch der Zellhaufen, der dem Boden des Säckchens aufliegt und der den Sauropsiden fehlt. Dieser Zellhaufen nimmt, so lange die Einstülpung dauert, immer mehr an Größe zu, scheint aber bei Embryonen gleichen Alters nicht immer gleich mächtig zu sein. Wie früher, grenzt er sich auch in späteren Stadien sehr scharf und deutlich vom Boden der Grube ab, so dass man nur an wenigen Stellen vereinzelte Zellen aus der Wand direkt in den Zellhaufen übertreten sieht. Einmal habe ich übrigens an einer Horizontalschnittserie eine Einfaltung des Bodens des Säckchens gesehen, wobei die Falte direkt und ohne Grenze in den Zellhaufen überging. Das betreffende Linsensäckchen stand ungefähr in der Mitte zwischen den in den Figg. 6 und 7 abgebildeten.

Schon zur Zeit, wenn die Einstülpungsöffnung noch sehr weit ist, bemerkt man in den Zellen, welche die Öffnung begrenzen, einzelne, stark lichtbrechende homogene Körner; dieselben verhalten sich gegen Färbemittel (Boraxkarmin, Hämatoxylin, Alaunkochenille) ganz so, wie die chromatische Substanz der Kerne, sind aber von dieser leicht zu unterscheiden, da sie ganz außerhalb der Kerne

liegen. Ich glaube nicht, dass sie auf den Zerfall von Kernen zu beziehen sind, sondern halte sie für Zelleinlagerungen oder Zellprodukte mehr sekundärer Art. Sie kommen zwar auch an anderen Stellen der Linsenanlage vor, sind aber nirgends so konstant und zahlreich, wie an den Rändern der Einstülpungsöffnung. Hier sind sie von allem Anfang an am unteren Rande zahlreicher als am oberen und können zuletzt dort so überhandnehmen, dass sie die Zellkerne fast ganz verdecken. Etwas Ähnliches habe ich schon von der Ente berichtet, wo allerdings die Körner nicht so zahlreich sind, wie beim Kaninchen.

Im nächsten Stadium (Fig. 8, Taf. I) hat sich die Einstülpungsöffnung vollständig geschlossen, jedoch hängt das Bläschen mit dem Ektoderm noch innig zusammen. An der Verlöthungsstelle sind sowohl im Ektoderm, als auch in der Wand des Bläschens zahlreiche Körner der erwähnten Art zu sehen. Die Form des Bläschens ist eine sehr eigenthümliche; sie ist auf dem Schnitt mehr dreieckig, als rund, und wenn auch vielleicht in dem abgebildeten Falle der Druck jenes Gefäßes, dessen Schiefschnitt zwischen der Wand des Bläschens und der Augenblase zu sehen ist, etwas zur Abflachung der medialen Wand beigetragen haben mag, so war sie doch auch bei einem zweiten Embryo des gleichen Alters, bei welchem jenes Gefäß weniger ausgedehnt war, wesentlich eben so beschaffen.

Die Zellmasse in der Höhle des Bläschens ist kleiner geworden, dafür hat aber der Detritus, der sonst noch darin zu sehen ist, an Menge sehr zugenommen. An manchen Schnitten füllt er die Höhle fast vollständig aus. Aus dem Umstande, dass die Zellmasse kleiner wird, sowie sich das Bläschen schließt, geht hervor, dass der Austritt von Zellen aus der Wand des Bläschens jetzt aufgehört hat.

Schon jetzt kann man am Linsenbläschen einen deutlichen Unterschied zwischen der äußeren Wand, welche zum Epithel wird, und der inneren, welche die Linsenfasern entstehen lässt, erkennen. Eine Andeutung dieses Unterschiedes war übrigens schon in den letzten Stadien der Einstülpung (Fig. 6 und 7) wahrzunehmen.

Zur Zeit des Verschlusses der Einstülpungsöffnung ist die Riechgrube nicht nur schon ziemlich tief eingesenkt, sondern es ist an ihr auch schon die erste Anlage des Jacobson'schen Organs deutlich zu erkennen.

Der ganze Process der Einstülpung und Abschnürung des Linsenbläschens scheint ziemlich rasch zu verlaufen. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich den Beginn der Einstülpung in die Mitte des

elften und die Abschnürung in die zweite Hälfte oder an das Ende des zwölften Tages verlege. Damit soll nicht gesagt sein, dass man nicht auch noch am Beginn des dreizehnten Tages gelegentlich in einem Uterus Embryonen finden kann, bei denen das Linsenbläschen sich noch nach außen öffnet.

Im nächsten Stadium (Fig. 9, Taf. I) ist die Verbindung mit dem Ektoderm vollständig gelöst. Das Bläschen erscheint auch jetzt auf dem Schnitt noch mehr dreieckig als rund. Die Zellen der medialen Wand sind stark in die Länge gewachsen und bilden ein rundliches Polster, das in die Höhle des Bläschens vorspringt. Die Kerne der dieses Polster zusammensetzenden jungen Linsenfasern liegen, wenn sie auch nicht alle in gleicher Höhe Platz finden, doch zumeist nahe der Mitte und das Protoplasma zeigt, wie bei allen Wirbelthierembryonen korrespondirenden Alters, zu dieser Zeit eine deutliche polare Differenzirung, indem sich das freie, dem Lumen zugewendete Ende der Fasern mit Alaunkochenille intensiver färbt, als das basale. Theilungsfiguren kommen in der Linsenfaserwand jetzt nur mehr in äußerst geringer Menge vor; ihre Zahl dürfte in dem Linsenbläschen, dem der abgebildete Schnitt entnommen ist, kaum mehr als zwei oder drei betragen, während ich im Epithel desselben Bläschens mindestens 70 zähle. Nun lehrt ein Vergleich mit den früheren Stadien, dass Anfangs gerade in demjenigen Theil der Linsenplatte, der später die Linsenfasern hervorgehen lässt, die Menge der Theilungsfiguren eine ungemein große war. Hier erfolgte auch der massenhafte Austritt von Zellen, der früher beschrieben wurde. Von dem Zellhaufen, der dieser Stelle früher anlag, ist jetzt nichts mehr zu sehen. Wohl finden sich in der Höhle noch vereinzelte Zellen oder Zerfallsprodukte von solchen, aber sie sind nicht mehr zu einer kompakten Masse vereinigt. In dem abgebildeten Schnitte bemerkt man nur zwei Zellen im Lumen des Bläschens, beide der Wand dicht angelagert; in anderen Schnitten ist ihre Zahl eine größere und sie können auch ganz frei in der Höhle liegen. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass der Zerfall der Zellmasse und die Resorption des von ihr zurückbleibenden Detritus ungemein rasch erfolgt.

Das Bläschen nimmt bald eine rundliche Form an (Fig. 10, Taf. I), und die jungen Linsenfasern wachsen rasch in die Länge und verdrängen dadurch mehr und mehr das Lumen. Dieses stellt einen, auf dem Querschnitte sichelförmigen Raum dar, in welchem noch einige zerstreute Zellen und Zellreste zu finden sind. In der Linsenfaserwand nehmen die Kerne eine breite mittlere Zone ein, welche

auf beiden Seiten von kernlosen, ungefähr gleich dicken Schichten begrenzt wird. Ich zähle an dem Linsenbläschen, dem der abgebildete Schnitt entnommen ist, ungefähr 72 Theilungsfiguren, wobei ich immer je zwei zusammengehörige Tochtersterne oder Tochterknäuel als eine Figur in Rechnung bringe. Von diesen Theilungsfiguren gehören etwa 50 der äußeren Wand an, etwa 20 liegen nahe der Epithelgrenze, aber entschieden noch im Epithel, und nur zwei sind so gestellt, dass sie schon der Linsenfasermasse zugerechnet werden können; aber auch sie sind noch in nächster Nähe der Epithelgrenze gelegen. Daraus geht hervor, dass die Linsenfasern, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht haben, die Fähigkeit verlieren, sich durch Theilung zu vermehren. Sie wachsen nur noch in die Länge und die Vergrößerung der Linsenfasermasse erfolgt von nun an lediglich durch Apposition von der Peripherie her. Wie früher, giebt sich auch jetzt noch in der verschiedenen Tinktionsfähigkeit der Fasern an ihren beiden Enden die polare Differenzirung derselben deutlich zu erkennen.

Im nächsten Stadium (Fig. 11, Taf. I), das sich auf einen Embryo bezieht, der in der Nackensteißlinie 10 mm, in der Scheitelsteißlinie ungefähr 11 mm maß, ist das Linsenbläschen fast ganz kugelig geworden. Der Äquatorialdurchmesser beträgt jetzt 0,41 mm, die Achse knapp 0,40 mm. Das Epithel, das im vorigen Stadium überall die gleiche Dicke hatte, ist jetzt in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten und nimmt von da ganz allmählich gegen die Epithelgrenze an Dicke zu. In derselben Richtung werden auch die Kerne zahlreicher. Die Epithelgrenze liegt jenseits des Äquators, vorausgesetzt, dass wir als Äquatorialebene eine Ebene bezeichnen, welche durch die Mitte der Linse gelegt ist. Von irgend einer Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen ist hier, wie die Anschnitte der Linse lehren, noch keine Rede. — Die Linsenfasermasse ist nicht bloß sehr viel mächtiger geworden, als sie früher war, sondern zeigt auch sonst noch einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Vor Allem fällt die andere Lage der Kerne auf; während diese in den früheren Stadien ungefähr in der Mitte der Fasern gelegen waren, finden sie sich jetzt der Mehrzahl nach an der Grenze zwischen mittlerem und innerem Drittel. Das Wachsthum der Fasern ist also zu dieser Zeit an dem freien Ende ein lebhafteres, als an dem basalen. Gleichzeitig ist auch der Unterschied in der Färbbarkeit der beiden Enden, wenn er auch noch nicht ganz geschwunden ist, doch erheblich geringer geworden. Die Kerne der Fasern sind blasser als früher, sehen fast

wie gequollen aus und ihr Chromatin hat, wenn auch nicht absolut, doch relativ an Menge abgenommen. Nur in der Nähe der Epithelgrenze haben sie noch das ursprüngliche Aussehen bewahrt. — Auch der Verlauf der Fasern lässt gegen früher einen Unterschied wahrnehmen, indem die Mehrzahl derselben flache, mit der Konkavität gegen die Epithelgrenze gekehrte Bogen beschreibt; nur die der Achse am nächsten liegenden sind ganz gerade gestreckt. — Außer in der nächsten Nähe der Epithelgrenze ist in keiner Linsenfaser eine Theilungsfigur zu sehen; und auch dort kommen solche nur äußerst selten vor. — In dem relativ engen Lumen des Bläschens findet man, ähnlich wie früher, noch einige unbedeutende Zellreste.

Nachdem schon im vorigen Stadium die Mesodermzellen im Umkreis der Linse sich zwischen Ektoderm und Linsenepithel vorzuschieben begonnen hatten, haben sie sich jetzt zu einer kontinuirlichen Schicht verbunden, welche die erste Anlage der Tunica propria corneae vorstellt.

Das nächste Bild (Fig. 1, Taf. II) führt uns eine Linse vor Augen, die sich vor Allem in Beziehung auf ihre Form von der des letzten Stadiums unterscheidet. Die Linse ist jetzt auf beiden Seiten abgeflacht; ihr Äquatorialdurchmesser beträgt 0,47 mm, ihre Achse 0,37 mm. Dass die Länge der letzteren im Vergleich mit früher geringer geworden ist, hängt damit zusammen, dass die Höhle des Bläschens jetzt vollständig geschwunden ist. Die Länge der centralsten Fasern ist nämlich in beiden Stadien genau dieselbe; sie beträgt sowohl im Stadium der Fig. 11, Taf. I, als in dem der Fig. 1, Taf. II, 0,35 mm. Immerhin ist es interessant, dass sie nicht größer geworden ist. Diese Thatsache ist um so merkwürdiger, als die Lage der Kerne sich gegen früher wieder etwas geändert hat; wie schon in den ersten Stadien der Linsenfaserbildung liegen nämlich auch jetzt wieder die meisten Kerne ungefähr in der Mitte der Fasern. Es scheint dies darauf hinzuweisen, dass sich die Kerne nach vorn verschieben, eine Annahme, die auch in Anbetracht der weiter unten zu schildernden Erscheinungen wohl nicht von der Hand zu weisen sein dürfte. — Die Linsenfasern sind um so schärfer gebogen, je näher der Epithelgrenze sie liegen. — Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche viel dünner, als am Rand; seine Dicke beträgt dort 0,015 mm, hier 0,035 mm.

Das nächste Stadium, das ich der Beschreibung zu Grunde lege (Fig. 2, Taf. II), zeigt uns eine Linse eines 14 bis 15 Tage alten Embryo. Der Äquatorialdurchmesser beträgt 0,63 mm, die Achse

ungefähr 0,48 mm. An der Hinterfläche sieht man eine flache, unregelmäßige Grube, über welche die zu dieser Zeit deutlich werdende Kapsel hinwegzieht. Der Raum zwischen der Kapsel und dem Boden der Grube wird von zahlreichen blassen, feingranulirten Kugeln verschiedener Größe erfüllt. Da bei einem etwas älteren Embryo die Grube und die Körnermasse fehlen und die Kapsel der hinteren Linsenfläche unmittelbar aufliegt, so darf ich annehmen, dass sie hier nur unter der Einwirkung der Fixirungsflüssigkeit entstanden sind. Es besteht aber gewiss eine Neigung der Linsenfasermasse, sich von der Kapsel zurückzuziehen und dabei jene Körnermasse auszupressen. Im Übrigen zeigt die Linse gegenüber dem früheren Stadium keine sehr auffallenden Unterschiede. Wichtig ist nur wieder die Lage der Kerne in den Linsenfasern; wie ein Vergleich mit der Fig. 1, Taf. II lehrt, liegt die Mehrzahl derselben dem vorderen Ende der Fasern noch näher, als früher. Die oben erwähnte Verschiebung der Kerne hat also noch weitere Fortschritte gemacht. Zugleich tritt an den Kernen noch eine andere Erscheinung zu Tage, die sich übrigens gleichfalls schon in den vorhergehenden Stadien vorbereitet hatte. Man sieht nämlich, dass sich dieselben vom Epithelrande bis zur Achse immer mehr zerstreuen, so dass die Abstände zwischen ihnen stetig zunehmen.

Der älteste Embryo, dessen Linsen ich untersuchte, war in der Entwicklung schon sehr weit vorgeschritten. Er hatte eine Länge von 47 mm. Der Äquatorialdurchmesser seiner Linsen betrug 2,0 mm, die Achse 1,37 mm. Etwas mehr als die Hälfte eines Meridionalschnittes, der genau durch die Mitte der Linse geht, ist auf Taf. II, Fig. 3 bei schwacher Vergrößerung abgebildet. Man sieht, dass die vordere Fläche viel stärker gewölbt ist, als die hintere, und dass der Äquator, an welchem die beiden Flächen an einander stoßen, als eine scharfe Leiste vorspringt. Die durch den Äquator gelegte Ebene schneidet die Achse der Linse weit hinter ihrem Halbirungspunkt.

Das Linsenepithel besteht überall aus einer einfachen Lage von Cylinderzellen. Die Höhe derselben beträgt in der Nähe des vorderen Poles 0,02 mm, an der Epithelgrenze 0,035 mm. Bei stärkerer Vergrößerung überzeugt man sich, dass sich überall zwischen breitere Cylinderzellen mit großen, blassen, bläschenförmigen Kernen sehr schmale Zellen mit langgestreckten, sehr intensiv gefärbten Kernen einschieben. Es macht den Eindruck, als wären die letzteren durch jene von der Seite her zusammengepresst. Ob die Zellen an der

Epithelgrenze bereits zu meridionalen Reihen geordnet sind, kann ich nicht sicher sagen, halte es aber für wahrscheinlich. Keinesfalls weisen aber diese Reihen, falls sie vorhanden sein sollten, schon einen großen Grad von Regelmäßigkeit auf.

An der hinteren Fläche der Linse war schon bei schwacher Vergrößerung eine kurze unregelmäßige lineare Naht zu erkennen. Dasselbe war an der vorderen Fläche der Fall, nur stand die hintere Naht senkrecht auf der vorderen. Die Linse wurde nun senkrecht auf die hintere Naht geschnitten und man sieht daher an den Schnitten (vgl. Fig. 3) von der Mitte der hinteren Fläche eine enge Spalte in die Tiefe ziehen, die bis zum Centrum der Linse reicht. Vorn, unter dem Epithel, ist nur eine unregelmäßige, nicht sehr tiefe Grube zu sehen, die zum Theil mit einem feinkörnigen Gerinnsel erfüllt ist. Wenn ich nun auch die erste Entstehung der Linsennähte beim Kaninchen nicht untersucht habe, so darf doch schon aus dem Mitgetheilten geschlossen werden, dass dieselbe ganz eben so erfolgt, wie bei Pristiurus oder dem Axolotl, wo sie früher beschrieben wurde. Es wird also wohl auch beim Kaninchen die hintere Naht früher entstehen, als die vordere; darauf weist schon die große Tiefe der hinteren Spalte der Linse der Fig. 3 hin. Die vordere Naht entsteht auch beim Kaninchen im Anschluss und als eine direkte Folge der hinteren und die Thatsache, dass beide Nähte senkrecht auf einander stehen, ist wieder darauf zu beziehen, dass die Linsenfasern gleichen oder ungefähr gleichen Alters auch gleiche oder ungefähr gleiche Länge haben. — Die Tiefe der hinteren Spalte beträgt zu dieser Zeit 0,7 mm, die der vorderen 0,15 mm und die Länge der centralsten Fasern, d. h. derjenigen, welche mit ihrem einen Ende an den Boden der vorderen, mit ihrem anderen an den der hinteren Spalte stoßen, ungefähr 0,5 mm. Es lässt sich daher mit annähernder Sicherheit sagen, dass die Bildung der hinteren Naht in einem Stadium beginnt, in welchem die in der Achse verlaufenden Fasern eine Länge von ungefähr 0,5 mm erreicht haben.

Die Länge der Fasern nimmt von der Epithelgrenze an allmählich zu; die längsten sind jene, welche mit ihrem hinteren Ende den Rand der Eingangsöffnung der hinteren Linsenspalte erreichen. Von da an nimmt die Länge bis gegen die Achse wieder ab. Die Fasern sind um so schärfer gebogen, je jünger sie sind, d. h. je näher der Epithelgrenze sie liegen. Von hier nimmt die Krümmung in der Richtung gegen die Achse mehr und mehr ab, bis sie endlich ganz oder fast ganz verschwindet und die Fasern sich gerade strecken. Die

ältesten Fasern aber, d. h. diejenigen, welche der Achse am nächsten liegen, weisen abermals eine Krümmung auf, aber eine Krümmung, welche der der jüngeren und jüngsten gerade entgegengesetzt ist. Während nämlich diese Bogen beschreiben, die ihre Konkavität nach außen kehren, sehen die ältesten Fasern mit ihrer Konkavität gegen die Achse.

Zu dieser Zeit besitzen noch alle Fasern Kerne; aber die der centralsten sind schon sehr klein, fast punktförmig, von nahezu homogenem Aussehen und färben sich ungemein intensiv, kurz, sie tragen alle jene Erscheinungen zur Schau, welche wir schon früher als die des fortschreitenden Kernschwundes kennen gelernt haben. Wie ein Blick auf Fig. 3, Taf. II lehrt, liegen die Kerne der vorderen Linsenfläche viel näher, als der hinteren. Sie zerstreuen sich um so mehr, je näher der Achse sie liegen. — Äquatorialschnitte durch die Linse lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, dass die Fasern in der Nähe des Äquators sich bereits zu radiären Lamellen zu ordnen begonnen haben; etwas Sicheres kann ich aber darüber nicht aussagen. —

Meine Beobachtungen am Kaninchen werden vervollständigt und ergänzt durch meine Untersuchungen am Schwein. Ich habe mich hierbei hauptsächlich auf spätere Stadien beschränkt, da ich die jüngeren in genügender Vollständigkeit am Kaninchen untersucht zu haben glaube. Zu dieser Untersuchung musste mich schon der Umstand anregen, dass weitaus die meisten Säugethiere Linsen besitzen, welche nicht, wie die des Kaninchens, einfache lineare Nähte, sondern die bekannten dreistrahligen Linsensterne zeigen.

Ich gebe zunächst eine Übersicht der untersuchten Stadien und theile gleich im Zusammenhange damit die Durchmesser der betreffenden Linsen und des Epithels mit.

Stadium	Länge des Embryo in mm	Äquat. Durchm. der Linse	Achse der Linse	Dicke des Epithels: vorderer Linsenpol	Dicke des Epithels: Epithelgrenze	Dicke des Epithels: hinterer Linsenpol
I.	NS = 10 mm	0,24	0,25	0,035	0,047	0,058
II.	NS = 14, SS = 15	0,43	0,40	0,05	0,08	0,21
III.	NS = 15, SS = 17	0,51	0,43	0,025	0,041	0,37
IV.	NS = 18, SS = 20	0,79	0,68	0,015	0,044	
V.	Größte Länge 26 mm	1,10	0,87	0,01	0,036	
VI.	» » 36 »	1,25	0,98	0,01	0,03	
VII.	» » 43 »	1,85	1,35	—	0,034	
VIII.	» 50 »	1,90	1,46	—	0,035	
IX.	» » 54 »	1,96	1,55(?)	—	0,036	
X.	» 68 »	2,32	1,70		0,033	
XI.	» » 76 »	2,50	1,96	0,01	0,031	

Stadium	Länge des Embryo in mm	Äquat. Durchm. der Linse	Achse der Linse	Dicke des Epithels vorderer Linsenpol	Dicke des Epithels Epithelgrenze	Dicke des Epithels hinterer Linsenpol
XII.	Größte Länge 89 mm	2,63	2,10	—	0,03	
XIII.	» » 101 »	2,80	2,26	0,01	0,022	
XIV.	» » 115 »	3,40	2,40	0,01	0,017	
XV.	» » 130 »	3,40	2,40	—	0,018	
XVI.	» » 190 »	4,38	3,28	0,01	0,016	
XVII.	» » 210 »	4,81	3,35	0,008	0,016	

Im ersten Stadium stellt die Linse noch ein kleines Bläschen dar, dessen mediale Wand aber schon erheblich dicker ist, als die laterale. Die Form des Bläschens ercheint auf dem Horizontalschnitt durch den Kopf mehr viereckig als rund und in der weiten Höhle liegen einige unbedeutende Zellreste. Theilungsfiguren trifft man jetzt noch in der Linsenfaserwand eben sowohl wie anderwärts.

Im zweiten Stadium wölbt sich die mediale Wand schon polsterartig in die Höhle vor.

Im dritten Stadium ist die Höhle bereits sehr eng, auf dem Schnitt sichelförmig und enthält keine Zellen oder Zellreste mehr. Dieses Stadium entspricht dem auf Taf. I, Fig. 11 vom Kaninchen abgebildeten.

Im vierten Stadium ist die Höhle geschwunden; die Linsenfasern reichen also schon bis aus Epithel. Ähnlich, wie bei der in Fig. 2, Taf. II abgebildeten Kaninchenlinse hat sich auch hier die Kapsel in großem Umfange von der hinteren Fläche der Linse abgehoben und zwischen ihr und den Linsenfasern liegen zahlreiche blasse, fein granulirte, offenbar von den Linsenfasern bei der Fixirung ausgepresste Kugeln.

Im fünften Stadium beginnt die Bildung der hinteren Linsennaht. Eine Skizze eines Meridionalschnittes ist auf Taf. III, Fig. 1 abgebildet. Man sieht an derselben, dass die centralsten Fasern im Wachsthum gegenüber ihren Nachbarn zurückgeblieben sind. Ich will, um die Darstellung auch der folgenden Stadien zu erleichtern, diese centralsten Fasern als Achsenfasern bezeichnen; diese stellen also so zu sagen die centralsten Centralfasern dar. Indem nun diese Achsenfasern im Wachsthum stehen bleiben, während gleichzeitig ihre Nachbarn hinten über sie hinauswachsen, entsteht hier eine Spalte, die bis an die Oberfläche reicht. An einer Äquatorialschnittserie durch eine Linse eines 30 mm langen Embryo habe ich mich überzeugt, dass die Spalte an der Hinterfläche der Linse als eine kurze lineare Naht erscheint. Wir werden sehen, dass die Naht diese

Form noch durch längere Zeit beibehält, ein Umstand, der desshalb von Wichtigkeit ist, weil er uns lehrt, dass die einfache lineare Naht, wie sie sich zeitlebens beim Kaninchen und den meisten tiefer stehenden Wirbelthieren findet, als die ursprüngliche Form der Linsennaht erscheint, von der sich der drei- oder mehrstrahlige Stern als eine sekundäre Form ableitet. — Das Epithel zeigt in diesem und den folgenden Stadien dieselbe Eigenthümlichkeit, wie bei älteren Kaninchenembryonen. Man sieht also wieder zweierlei Zellen in demselben: solche mit blassem, bläschenförmigem Kern und solche mit sehr intensiv tingirtem, von den Seiten her komprimirtem Kern. An der Epithelgrenze sind die Zellen noch nicht zu meridionalen Reihen geordnet.

Im sechsten Stadium hat auch die Bildung der vorderen Naht begonnen. Wie zwei Äquatorialschnittserien durch Linsen dieses Stadiums lehren, stellen beide Nähte lineare Spalten dar, welche so gegen einander orientirt sind, dass die vordere Naht senkrecht auf der hinteren steht. Fertigt man Meridionalschnitte an, die so orientirt sind, dass sie die hintere Naht senkrecht treffen, so erhält man Bilder, wie ein solches auf Taf. III, Fig. 2 wiedergegeben ist. Der abgebildete Schnitt ist also senkrecht auf die hintere und parallel zur vorderen Naht durch die Linse gelegt; die hintere Naht erscheint daher als eine enge Spalte, die vordere als eine grubenförmige Vertiefung. — Das Epithel zeigt an der ganzen Vorderfläche wesentlich dieselbe Beschaffenheit, wie früher; Tangentialschnitte durch den Äquator lassen aber erkennen, dass sich die Zellen hier bereits zu meridionalen Reihen zu ordnen beginnen. Allerdings sind diese Reihen noch nicht sehr regelmäßig; aber die Tendenz, sich zu solchen zu ordnen, ist ganz unverkennbar. Dementsprechend sieht man an Äquatorialschnitten die jüngsten Fasern schon im Begriff, sich zu radiären Lamellen an einander zu schließen; diese Lamellen sind noch sehr kurz und unregelmäßig. In dieses Stadium fällt also die Bildung der Übergangszone, d. h. jener Zone, in welcher an Stelle der ungeordneten Centralfasern die zu Radiärlamellen vereinigten Hauptfasern zu treten beginnen.

Im siebenten Stadium hat die hintere Naht an der Oberfläche nicht mehr das Aussehen einer geraden Linie, sondern ist in einem stumpfen Winkel abgebogen, so dass man an ihr zwei Schenkel unterscheiden kann. — An der Epithelgrenze sind die Zellen etwas regelmäßiger geordnet, als früher.

Im achten Stadium beginnt an der hinteren Fläche die Bildung

des dreistrahligen Linsensterns. Dort, wo die beiden Schenkel der Naht im stumpfen Winkel an einander stoßen, beginnt nämlich ein dritter Schenkel herorzuwachsen, der die Anlage des dritten Strahles des Linsensterns darstellt. Aquatorialschnittserien durch die Linse sind daher in diesem Stadium von besonderem Interesse. Geht man in der Serie von hinten nach vorn, so sieht man zunächst einen, allerdings in seinem dritten Strahl noch etwas mangelhaft ausgebildeten Stern; sodann kommt man zu Schnitten, welche eine im Winkel abgebogene Linsennaht zeigen; darauf folgen Schnitte, in denen sich der Winkel immer mehr verflacht und endlich wird die Naht zu einer geraden Linie. Noch weiter vorn, wenn schon die Achsenfasern getroffen sind, verschwindet die Naht vollständig, tritt aber vor den Achsenfasern wieder als eine lineare Spalte auf, welche sich nun bis an die Oberfläche der Linse verfolgen lässt. — Ein Meridionalschnitt durch die Linse dieses Stadiums ist auf Taf. III, Fig. 3 abgebildet. Es fällt an den Achsenfasern auf, dass ihre Krümmung gegen früher eine andere geworden ist; sie sind nicht mehr in ihrem ganzen Verlauf gleichmäßig gebogen, sondern in ihrer vorderen Hälfte viel stärker, als in ihrer hinteren. Die Gesammtmasse der Achsenfasern besitzt in Folge dessen eine Form, welche an die antiker Urnen erinnert. Aber auch sonst haben sich die Achsenfasern verändert. Sie sind augenscheinlich kürzer und dicker geworden; selbverständlich kann dabei nicht an eine aktive Kontraktion gedacht werden, sondern nur an eine Kompression von Seiten der Nachbarfasern. Wohl im Zusammenhang damit sind auch ihre Kontouren nicht mehr so gerade und glatt, wie früher, sondern erscheinen unregelmäßig wellig verbogen. Wie wir sehen werden, tritt diese Eigenthümlichkeit später noch deutlicher zum Vorschein, und sie soll daher weiter unten noch genauer geschildert werden. — Die Kerne der Achsenfasern sind klein, punktförmig, stark lichtbrechend, fast homogen und färben sich mit Boraxkarmin ungemein intensiv. Die meridionalen Reihen des Epithelrandes sind etwas länger und regelmäßiger geworden, als sie im letzten Stadium waren.

Im neunten Stadium zeigt die Linse nichts wesentlich Neues, sondern nur eine Weiterbildung der geschilderten Eigenthümlichkeiten.

Auch im zehnten Stadium hat sich die Linse, obwohl sie erheblich größer geworden ist, im inneren Aufbau wenig verändert. Ein Meridionalschnitt durch eine Linse dieses Stadiums ist auf Taf. III, Fig. 4 abgebildet. — Es ist von Interesse, die Veränderungen der

äußeren Form, welche die Linse in den letzten Stadien durchgemacht hat, im Zusammenhang zu verfolgen. Ein Vergleich der Figuren 1—4, Taf. III lehrt, dass diese Veränderungen keineswegs ganz unbeträchtliche sind. Anfangs ist die Linse vorn entschieden stärker gewölbt als hinten (Fig. 1); später zeigt sie vorn und hinten eine ungefähr gleich starke Wölbung (Figg. 2 und 3); schließlich aber flacht sich die vordere Wölbung mehr ab und die Linse erscheint hinten stärker gewölbt, als vorn (Fig. 4). Damit hat sie jene Form erlangt, welche sie, wie wir sehen werden, auch im vollkommen entwickelten Zustande charakterisirt.

Im elften Stadium bestehen die meridionalen Reihen schon aus 8—10 Zellen. Der Linsenstern der hinteren Fläche besitzt drei Strahlen, von denen der zuletzt entstandene sich wieder in zwei Schenkel spaltet, ein Verhalten, das von ganz nebensächlicher Bedeutung ist.

Im zwölften Stadium ist hinten ein sehr schöner, dreistrahliger Linsenstern vorhanden; nur ist der jüngste der drei Strahlen noch etwas kürzer, als die beiden anderen.

In den folgenden Stadien, über welche ich ganz kurz hinweggehen kann, wird der Linsenstern der hinteren Fläche immer regelmäßiger und tritt allmählich auch vorn ein solcher in die Erscheinung. Wann sich dieser letztere zuerst bemerkbar macht, kann ich nicht genau sagen; jedenfalls entsteht er später, als der hintere, und in Abhängigkeit von demselben. — Das dreizehnte Stadium ist das letzte, in welchem die Achsenfasern noch Kerne besitzen; im vierzehnten sind sie sowohl in den Achsenfasern, als auch in den sich diesen nach außen anschließenden Centralfasern spurlos geschwunden. Die letzte Spur, die sich von ihnen wahrnehmen lässt, ist ein kleines, rundliches Korn, das sich mit Boraxkarmin nicht oder kaum mehr färbt.

Je älter die Embryonen werden, um so länger und regelmäßiger werden die meridionalen Reihen des Linsenepithels und im Zusammenhange damit die Radiärlamellen der Linsenfasermasse. Bei dem ältesten der von mir untersuchten Embryonen, der eine Länge von 21 cm hatte, betrug die Zahl der Radiärlamellen 1580; eben so groß musste natürlich auch die Zahl der meridionalen Reihen sein. Wir werden sehen, dass diese Zahl noch weit hinter jener der entwickelten Linse zurückbleibt; es müssen also noch zahlreiche Theilungen und Intercalationen stattfinden, bis die volle Zahl erreicht ist.

Damit will ich die Beschreibung meiner Beobachtungen über die Entwicklung der Linse des Schweines schließen. —

Auch vom Schaf habe ich eine größere Reihe von Stadien untersucht, will aber, da die Entwicklung vollkommen mit der des Schweines übereinstimmt, nicht weiter darüber berichten. — Von der Katze besitze ich nur ein paar Stadien; die beiden jüngsten von ihnen zeigen eine noch nicht abgeflachte Linsenplatte, die gegen ihre ektodermale Umgebung keine scharfe Begrenzung besitzt. Im Übrigen zeigen die untersuchten Stadien keine Unterschiede gegenüber den bereits geschilderten Befunden. — Vom Menschen habe ich eine junge Linse auf Taf. II, Fig. 4 abgebildet. Sie stammt von einem 30—31 Tage alten Embryo und zeigt in so fern eine Besonderheit, als die Zellen und Zellreste, welche in der Höhle des Bläschens liegen, der Innenfläche der lateralen und nicht, wie beim Kaninchen, der medialen Wand angeschlossen sind. Dies dürfte übrigens kaum von größerem Belange sein, da auch in dem jüngsten, von mir untersuchten Linsenbläschen des Schweines einzelne Zellen und Zellreste der lateralen Wand anlagen. Dagegen ist die Thatsache, dass auch beim Menschen die Höhle des Bläschens Zellen enthält, von Interesse; sie scheint den Schluss zuzulassen, dass die erste Entwicklung der Linse hier wesentlich dieselbe ist und dieselben Eigenthümlichkeiten bietet, wie beim Kaninchen.

Ich habe im Vorhergehenden nichts über die Entstehung der Linsenkapsel gesagt; es wurde zwar erwähnt, wann sie beim Kaninchen zuerst in die Erscheinung tritt, aber ich habe es unterlassen, mich über ihren Ursprung zu äußern. Es ist das mit Absicht geschehen; ich bin zwar der Überzeugung, dass die Linsenkapsel auch bei den Säugethieren ein Produkt der Linsenzellen selbst ist und nicht etwa eine bindegewebige Bildung, indessen lässt sich der Beweis hier viel weniger sicher führen, als bei den niederen Wirbelthieren. Der Grund davon liegt nicht bloß darin, dass man schon frühzeitig Mesodermzellen in der Umgebung der Linse findet, sondern vor Allem darin, dass schon in sehr frühen Stadien zwischen Linse und Augenbecher Gefäße eindringen, welche vielleicht von vereinzelten Bindegewebszellen begleitet sind. Es lässt sich daher eine Betheiligung des embryonalen Bindegewebes an der Bildung der Linse nicht mit jener Sicherheit ausschließen, wie bei den niederen Wirbelthieren, wo diese Gefäße und das sie begleitende Bindegewebe fehlen.

Auch von der sogenannten gefäßhaltigen Linsenkapsel (Tunica vasculosa lentis) habe ich nicht gesprochen. Wenn ich auch selbstverständlich an jeder meiner Serien die Gefäße, welche die Linse

umspinnen, sehe, so gehen doch meine Befunde nicht über das darüber Bekannte hinaus. Ich verweise daher vor Allem auf die älteren Angaben ARNOLD's[1] und v. KÖLLIKER's[2] und auf die neueren OSCAR SCHULTZE's[3]. Aus der jüngsten Zeit liegt ferner eine Arbeit von CIRINCIONE[4] vor, welche sich fast ausschließlich mit der Entwicklung der »Capsula perilenticularis« befasst. Wenn mir dieselbe auch in manchen Details unverständlich geblieben ist, so scheint sie mir doch einige nicht unwichtige Beobachtungen zu enthalten. —

Die Untersuchung der Entwicklung der Säugethierlinse wurde erst verhältnismäßig spät in Angriff genommen, lange nachdem die Entwicklung der Amphibien- und Vogellinse in ihren Grundzügen gut bekannt war. Im Jahre 1869 beschrieb WOINOW[5] einige ältere Stadien der Entwicklung der Linse des Kaninchens. Der Erste, der die Einstülpung des Ektoderms und die Bildung des Linsensäckchens an Säugethierembryonen (Hund und Maus) gesehen hat, scheint KESSLER[6] gewesen zu sein. LIEBERKÜHN[7] bemerkt in seiner im Jahre 1872 erschienenen Arbeit über das Auge des Wirbelthierembryo, dass »die primitive Augenblase des Säugethierembryo nicht bloß von dem oberen Keimblatt, sondern auch von einer feinen Lage des Gewebes der Kopfplatten bedeckt« sei. Diese Angabe bezieht sich zwar nicht direkt auf die Entwicklung der Linse selbst, ich habe sie aber angeführt, weil sie sich mit einer meiner Angaben deckt. Der Erste, der zielbewusst und in großem Umfang an die Untersuchung der Augenentwicklung der Säugethiere herangetreten ist, war J. ARNOLD[8]. Er hat seine Untersuchungen an einem sehr reichhaltigen Material von Rindsembryonen, deren jüngster 6 mm,

---

[1] JUL. ARNOLD, Die Linse und das Strahlenplättchen. Handbuch der Augenheilkunde, herausgeg. von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH, Leipzig 1874, und Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges, Heidelberg 1874.

[2] A. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

[3] O. SCHULTZE, Zur Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems im Säugethierauge. Festschr. für A. v. KÖLLIKER zur Feier seines 50jährigen medicin. Doktorjubiläums. 1892.

[4] G. CIRINCIONE, Zur Entwicklung des Wirbelthierauges. Über die Entwicklung der Capsula perilenticularis. Leipzig 1898.

[5] M. WOINOW, Über die Entstehung der bipolaren Anordnung der Linsenfasern. K. Akad. d. Wiss. II. Abth. Wien 1869.

[6] L. KESSLER, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges. Dissert. Dorpat 1871.

[7] N. LIEBERKÜHN, Über das Auge des Wirbelthierembryo. Kassel 1872.

[8] l. c.

deren ältester 30 cm lang war, angestellt und dadurch eine Basis geschaffen, auf der alle späteren Beobachter weiterbauen konnten. Bei dem jüngsten, von ARNOLD untersuchten Embryo war noch keine Linsenplatte vorhanden; zwischen Ektoderm und sekundärer Augenblase »lag eine Schicht eines lichten Gewebes, welches die genannten Theile trennte«. Der jüngste Embryo, der eine Linsenplatte zeigte, hatte eine Länge von 7 mm. Auch bei ihm war noch jener »schmale Streifen eines lichten Gewebes« zwischen Augenblase und Linse nachweisbar. Der nächstältere Embryo von 9 mm Länge zeigte, wie aus der betreffenden Abbildung unzweifelhaft hervorgeht, bereits eine Linsengrube. Freilich widerspricht diese Auffassung der Beschreibung, die ARNOLD von dieser Linsenanlage giebt. ARNOLD beschreibt sie nämlich als eine »solide Wucherung« oder »kugelige Verdickung« des äußeren Keimblattes, an der man drei Lagen unterscheiden könne: »eine äußere, mehr längsstreifige, eine innere, radiär gezeichnete und eine mittlere, etwas lichtere und gekörnte«. Er meint, dass »sehr bald in den mittleren Abschnitten der soliden Masse Metamorphosen eintreten, durch welche die central gelegenen Zellen in kugelige, lichte Gebilde umgewandelt werden, durch deren fortschreitende Degeneration es endlich zur Bildung einer centralen, mit lichten Kugeln gefüllten Höhle kommt«. Bei dem nächsten Embryo von 12 mm Länge war das Linsenbläschen schon vollständig vom Ektoderm losgelöst. — Die Beschreibung der folgenden Stadien bezieht sich in erster Linie auf die allmähliche Ausbildung der Linsenfasern und die Entstehung des Linsensterns. Sie gründet sich auf eine Reihe vortrefflicher Beobachtungen und, wenn mir auch manche Angabe erst verständlich wurde, nachdem ich selbst den Gegenstand untersucht hatte, so muss ich doch der Genauigkeit und Gewissenhaftigkeit der ganzen Untersuchung das vollste Lob spenden. In ähnlicher Vollständigkeit hat keiner der Späteren mehr die Entwicklung der Säugethierlinse untersucht.

Ein Jahr später (1875) erschien eine kurze Mittheilung von v. MIHALKOVICS[1], in der einige junge Stadien der Linsenentwicklung des Kaninchens und eines des Rindes beschrieben wurden. v. MIHALKOVICS ist der Erste, der am Kaninchen und Rind die Linseneinstülpung sah, allerdings beschreibt er dieselbe in etwas eigenthümlicher Art. Er unterscheidet nämlich am Ektoderm des Kaninchens,

[1] V. v. MIHALKOVICS, Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XI. 1875.

wie Goette und Stricker schon früher am Ektoderm der Amphibien gethan hatten, zwei Schichten: eine aktive Schicht oder das Sinnesblatt und eine passive oder das Hornblatt. Von der Linsenanlage des Kaninchens theilt er mit, dass an ihrer Bildung nur das Sinnesblatt betheiligt sei, während das Hornblatt »eine eigenthümliche Wucherung am Grunde des Linsengrübchens eingeht, die aber für die weitere Bildung der Linse ohne Bedeutung ist, indem ihre Zellen zerfallen und zu Grunde gehen«. Diese Zellmasse glaubt er »als Modell, als Ausfüllungsmasse, um die sich die aktive Schicht des oberen Keimblattes zu einer Kugel formt«, auffassen zu sollen. Auf Grund seiner Beobachtungen tritt er Arnold entgegen und schließt sich Kessler an. — Die dünne Mesodermschicht zwischen Linsenanlage und Augenblase hat auch v. Mihalkovics gesehen; er glaubt, dass sie zur Anlage der Linsenkapsel und des Glaskörpers werde.

Im Jahre 1877 erschien dann die bekannte, schon oft citirte Arbeit Kessler's[1], welche auch über die Entwicklung der Säugethierlinse werthvolle Angaben enthält. Kessler meint, dass »die Entwicklung der Linse bei Säugern nicht bei allen Repräsentanten dieser Klasse ganz übereinstimmend vor sich zu gehen« scheine. Seine Beobachtungen beziehen sich auf die Maus, das Schaf und den Menschen, erstrecken sich aber nur auf die ersten Stadien bis zur Abschnürung des Linsenbläschens. Bei der Maus bildet sich nach Kessler eine einfache Einsenkung des Ektoderms, ohne dass es zu einem Austritt von Zellen aus dem Boden der Grube kommt. Beim Schaf geht aber die Entwicklung wesentlich so vor sich, wie ich sie vom Kaninchen beschrieben habe. Auch beim Schaf scheint der Zellhaufen am Boden der Grube nicht immer von der gleichen Größe zu sein. Vom Menschen hat Kessler nur ein Stadium untersucht; wie er angiebt, war an dem betreffenden Embryo aus der vierten Woche die Linsengrube schon mit freiem Auge deutlich zu sehen. Auf Schnitten sah sie ganz so aus, wie bei der Maus, eine Angabe, aus der hervorzugehen scheint, dass der Zellhaufen am Boden der Grube fehlte. Kessler hat schon darauf aufmerksam gemacht, dass bei den Säugethieren »die stärkste Knickung der Einbuchtung (der Linsengrube) der Bauchseite, beim Hühnchen dagegen der Rückenseite näher liegt«.

[1] Leonhard Kessler, Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

Zwei Jahre darauf erschien die »Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere« von v. Kölliker[1], in welcher auch eine genaue Beschreibung der ersten Entwicklung der Linse des Kaninchens nach eigenen Untersuchungen enthalten ist. Bei der jüngsten Linsengrube, die v. Kölliker beobachtete, war der Boden noch »vollkommen glatt, ohne Spur einer Auflagerung oder Hervorragung«. Auf dem Boden der nächstälteren Grube fand sich die zuerst von Kessler genauer beschriebene, aber offenbar schon von Arnold und v. Mihalkovics gesehene Zellmasse. Über das weitere Schicksal derselben theilt v. Kölliker nichts mit. Die Untersuchungen sind an Horizontalschnitten angestellt und die Bilder weichen daher von denen, welche Kessler und ich gegeben haben, etwas ab. — Aus der Darstellung der weiteren Entwicklung hebe ich nur einige wichtigere Angaben heraus. So giebt v. Kölliker ganz richtig an, dass sich »die Stelle, wo das Epithel der Linsenkapsel in die eigentliche Linse sich umbiegt, im Laufe der Entwicklung von hinten nach vorn verrückt und bei jungen Linsen ganz hinten gelegen ist«.

Über die Bildung der Linsensterne sagt v. Kölliker: »Der spätere concentrisch blätterige Bau kommt dadurch zu Stande, dass nach und nach die jungen, neu sich anlagernden Fasern der Oberfläche der Linse parallel sich krümmen und die erst gebildeten Fasern überwuchern, so dass zuletzt die fötale Linse zum Kerne des fertigen Organs wird. Hierbei tritt dann auch die Bildung der Linsensterne ein, die unter der Voraussetzung, dass alle Linsenfasern eine gleiche Wachsthumsgröße besitzen und gleich lang sind, im Allgemeinen leicht verständlich ist, wenn auch auf die Erklärung der besonderen Form der Sterne für einmal verzichtet werden muss.«

In demselben Jahre (1879) gab van Bambeke[2] eine gute Beschreibung des Auges eines etwa vier Wochen alten menschlichen Embryo. Von der Linse wird mitgetheilt, dass dieselbe ein kleines Bläschen darstellte, das mit dem Ektoderm noch durch einen breiten, kurzen Stiel in Verbindung stand. Die Höhle des Bläschens war mit einem körnigen Gerinnsel erfüllt, in dem sich spärliche Kerne befanden.

In dem im Jahre 1880 erschienenen ersten Hefte der »Anatomie

---

[1] A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

[2] Ch. van Bambeke, Contribution à l'histoire du développement de l'oeil humain. Annales de la société de Médecine de Gand. Vol. LVII. 1879.

menschlicher Embryonen« sagt HIS[1] von der Linse eines 7,5 mm langen Embryo: »Die Linse ist mit dem Hornblatt durch einen eingeschnürten Stiel verbunden und der Zugang zu ihrer Höhlung scheint noch nicht vollständig geschlossen zu sein.« Die leider nur bei zwanzigfacher Vergrößerung wiedergegebenen Schnitte scheinen die Angabe KESSLER's zu bestätigen, dass am Boden der Grube keine Zellen liegen.

Bald darauf beschrieb v. KÖLLIKER[2] vier frühe Stadien der Linsenentwicklung des Menschen. Wie aus den Schnitten durch das Gehirn und die Augenblasen hervorgeht, waren die betreffenden Embryonen durchweg mehr oder weniger stark macerirt und ich hebe daher nur hervor, dass das jüngste Stadium eine weit offene Linsengrube zeigte, dass im folgenden das Linsenbläschen eben abgeschnürt war, dass im dritten die Zellen der medialen Wand zu Fasern auszuwachsen begannen und dass im vierten die Höhle des Bläschens geschwunden war.

Einige gute Bemerkungen über die Bildung des Linsensterns finden sich in der Dissertation RUBATTEL's aus dem Jahre 1885[3]. Dieselben lassen sich, der Hauptsache nach, mit meinen Ergebnissen leicht in Einklang bringen. Anders steht es mit seiner Ansicht über die Bildung der Kapsel, die er für ein Produkt des Mesoderms hält.

In einem auf der Naturforscherversammlung in Berlin 1886 gehaltenen Vortrage schloss sich GOTTSCHAU[4] auf Grund seiner Präparate von der Linsenentwicklung des Kaninchens, Rindes, Schafes und Schweines der Darstellung ARNOLD's und MIHALKOVICS' an.

Mehrere der in den letzten Jahren erschienenen Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte bringen mehr oder weniger brauchbare Originalzeichnungen von der Entwicklung der Säugethierlinse, so MINOT[5], O. SCHULTZE[6] und J. KOLLMANN[7]. Zu den besten Zeichnungen, die

[1] W. HIS, Anatomie menschlicher Embryonen. I. Leipzig 1880. p. 49.

[2] A. KÖLLIKER, Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. 1883.

[3] R. RUBATTEL, Recherches sur le développement du Cristallin chez l'homme et quelques animaux supérieurs. Diss. inaug. Genève 1885.

[4] GOTTSCHAU, Zur Entwicklung der Säugethierlinse. Anat. Anz. 1886. p. 381.

[5] CHARLES SEDGWICK MINOT, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894. Fig. 408, 409 u. 412 vom Kaninchen.

[6] O. SCHULTZE, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897. Fig. 242 vom Schaf, Fig. 243 vom Hund, Fig. 244 von der Maus; Fig. 252 von der Fledermaus.

[7] J. KOLLMANN, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898. Fig. 343 u. 344 vom Menschen.

in der Litteratur darüber vorliegen, gehören diejenigen im Lehrbuch der Augenheilkunde von E. Fuchs[1]; sie sind nach Präparaten Hochstetter's angefertigt und beziehen sich auf die Entwicklung der Linse des Kaninchens. Das große, seiner ganzen Anlage nach recht sonderbare und von ganz unhaltbaren histogenetischen Ansichten ausgehende Handbuch der Histologie von Renaut[2] bringt u. A. ein Bild eines noch offenen Linsensäckchens eines »très jeune embryon de Mouton«; so merkwürdig es klingen mag, so kann ich doch nicht umhin zu behaupten, dass die Zeichnung nicht die Linsenanlage eines Schafes, ja überhaupt nicht die eines Säugethieres, sondern die eines Vogels, wahrscheinlich eines Huhnes, zeigt. Mit dieser Annahme lässt sich der Text ganz wohl in Einklang bringen, nicht aber die Figurenerklärung.

In der vor Kurzem erschienenen, schon oben erwähnten Abhandlung über die Entwicklung der »Capsula perilenticularis« beschreibt Cirincione[3] theils nach eigenen Präparaten, theils nach solchen His' mehrere Linsengrübchen und Linsensäckchen des Kaninchens und des Menschen. Was die auf den Menschen bezüglichen Abbildungen betrifft, so erscheinen sie mir desshalb bemerkenswerth, weil sie die Linsengrube und das Linsenbläschen stets leer darstellen, was zwar mit der citirten Angabe Kessler's, nicht aber mit meinen eigenen Befunden übereinstimmt.

Endlich ist noch einer Dissertation Herr's[4] zu gedenken, in welcher eine vortreffliche Beschreibung des Auges eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des zweiten Monats gegeben wird. Die Beschreibung der Linse stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der von mir gegebenen überein.

B. Bau. Die Formenmannigfaltigkeit der Säugethierlinsen ist zwar nicht so groß, wie die der Reptilien- und Vogellinsen, immerhin aber größer, als man bisher angenommen zu haben scheint.

Ich gebe vor Allem wieder eine Übersicht der untersuchten Arten:

---

[1] Ernst Fuchs, Lehrbuch der Augenheilkunde. 6. Aufl. Leipzig u. Wien 1897. Fig. 68—72.

[2] J. Renaut, Traité d'histologie pratique. Tome II. Paris 1899. Fig. 805. p. 1118.

[3] l. c. Taf. V u. VI.

[4] Franz Herr, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Diss. Berlin 1893. Herr schätzt das Alter des Embryo entschieden zu hoch, wenn er meint, er gehöre der 6. bis 7. Woche an; ich würde ihn an das Ende der 5. Woche stellen.

Perissodactyla, Unpaarzeher		Equus caballus, Pferd.
Artiodactyla, Paarzeher	Pachydermata	Sus scrofa dom., Schwein.
	Ruminantia	Cervus capreolus, Reh.
		Rupicapra rupicapra, Gemse.
		Ovis aries, Schaf.
		Bos taurus, Rind.
Rodentia, Nagethiere		Lepus timidus, Hase.
		Lepus cuniculus, Kaninchen.
		Cavia cobaya, Meerschweinchen.
		Mus rattus, Ratte.
		Mus musculus, Maus.
		Sciurus vulgaris, Eichhörnchen.
Insectivora, Insektenfresser		Talpa europaea, Maulwurf.
Carnivora, Raubthiere		Canis familiaris, Haushund.
		Canis vulpes, Fuchs.
		Mustela martes, Edelmarder.
		Felis domestica, Hauskatze.
Chiroptera, Fledermäuse		Vesperugo noctula, frühflieg. Fledermaus.
		Vesperugo pipistrellus, Zwergfledermaus.
		Rhinolophus hipposideros, kleine Hufeisennase.
Primates	Pitheci, Affen	Macacus rhesus, Bunder oder Rhesus.
		Inuus erythraeus, Magot.
		Cynocephalus babuin, Mantelpavian.
	Mensch	

Von den Linsen dieser Arten werde ich diejenigen der Fledermäuse und des Maulwurfs getrennt von den übrigen besprechen.

Die untersuchten Linsen wurden der Mehrzahl nach in der gleichen Weise fixirt, wie die der Vögel und Reptilien. Eine Ausnahme wurde nur bei den ganz kleinen Formen gemacht, bei denen sich diese Methode nicht gut in Anwendung bringen ließ. — Die Linsen des Menschen habe ich nicht selbst konservirt und sie wurden auch nicht in der von mir angegebenen Weise fixirt; ich kann daher nicht sagen, in wie weit sich die von denselben abgenommenen Maße mit denen der anderen Linsen vergleichen lassen. — Wenn man einen

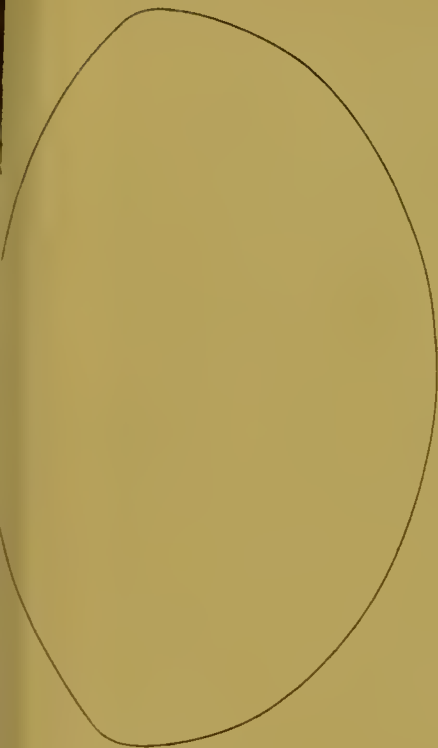
möglichst rein präparirten Bulbus, nachdem er je nach seiner Größe eine halbe bis eine ganze Stunde in der Fixirungsflüssigkeit gelegen hat, im Äquator durchschneidet und wieder in die Fixirungsflüssigkeit zurückbringt, so sieht man alsbald an der hinteren Fläche der Linse den Linsenstern deutlich werden. Dabei erscheint der Stern selbst hell, während sich seine Umgebung trübt. Wenn die Trübung weiterschreitet, wird der Stern wieder undeutlich oder kann selbst ganz unsichtbar werden. Der sogenannte Kern der Linse trübt sich zuweilen überhaupt nicht; es scheint dies bei den Linsen älterer Thiere der Fall zu sein. — Manchmal kommt es vor, dass eine Linse bei der Fixirung oder bei der Übertragung in Alkohol in den Nähten berstet; dies geschieht viel häufiger hinten als vorn. Bei einiger Aufmerksamkeit und Übung lässt sich aber dieses Bersten gewöhnlich vermeiden.

Was die allgemeinen Formverhältnisse der Säugethierlinse betrifft, so bemerke ich Folgendes.

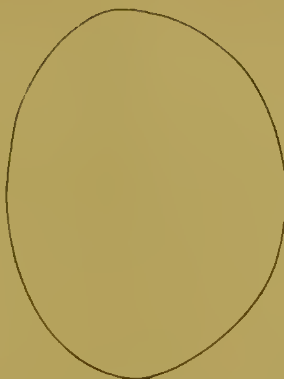
Die Linse des Pferdes (Textfig. 87) ist vorn sehr flach, hinten stark gewölbt; der Äquator ist in Folge der großen Wölbungsdifferenz der beiden Flächen deutlich markirt. Die durch ihn gelegte Ebene schneidet die Achse der Linse ziemlich genau zwischen ihrem äußeren und mittleren Drittel; der Durchschnittspunkt liegt also weit vor dem Centrum der Linse.

Beim Schwein (Textfig. 88) ist zwar gleichfalls die hintere Fläche stärker gewölbt, als die vordere, aber der Unterschied ist doch sehr viel geringer als beim Pferd. In Folge dessen markirt sich auch der Äquator weniger scharf; jedenfalls aber schneidet auch hier die Äquatorialebene die Achse der Linse vor ihrer Mitte.

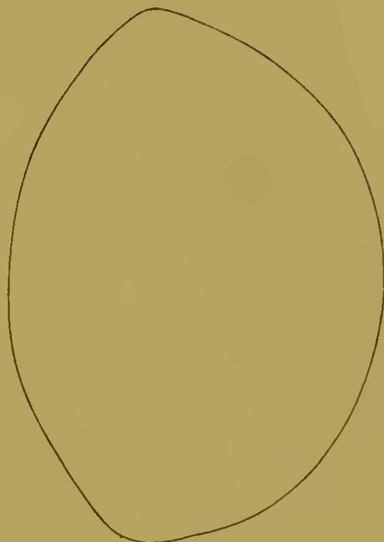
Unter den Wiederkäuern lässt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Hausthieren (Schaf und Rind) und den jagdbaren Thieren (Reh und Gemse) konstatiren. Beim Reh (Textfig. 89) ist der Unterschied zwischen den beiden Flächen ähnlich wie beim Pferd; der Äquator erscheint daher wieder als eine Art Leiste und die Äquatorialebene schneidet die Achse weit vor dem Centrum der Linse. Bei der Gemse (Textfig. 90) sind sowohl vordere, als hintere Fläche — diese wenigstens in der Umgebung des hinteren Poles — stark abgeflacht. Im Ganzen ist aber auch hier die hintere Fläche stärker gewölbt, als die vordere. Am Äquator ist die Linse abgerundet, so dass es sich nicht genau sagen lässt, wohin er zu verlegen ist. Auf alle Fälle aber schneidet auch hier die Äquatorialebene die Achse vor ihrer Mitte. Beim Schaf (Textfig. 91) und Rind (Textfig. 92) ist zwar auch der Krümmungsradius der vorderen Fläche



Textfig. 87.
Pferd.



Textfig. 88.
Schwein.



Textfig. 89.
Reh.

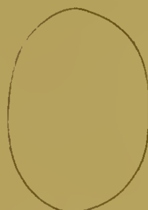
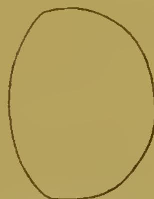


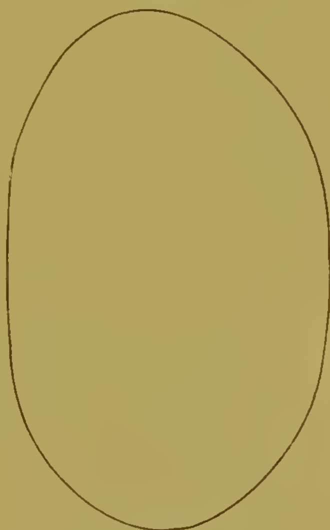
Fig. 95.
Meerschweinchen.



Textfig. 96.
Maus.



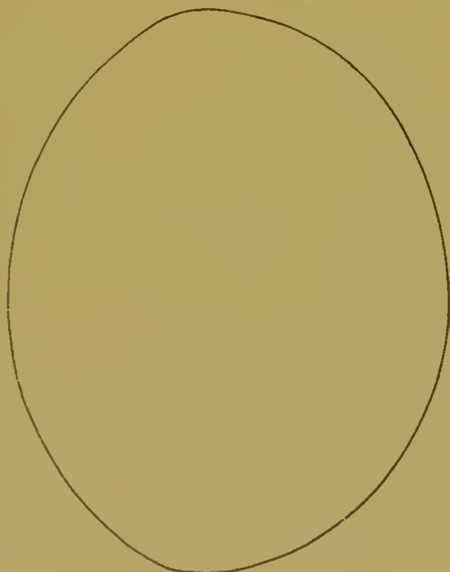
Textfig. 97.
Eichhörnchen.



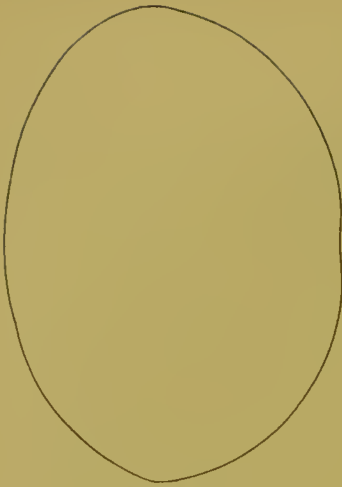
Textfig. 90.
Gemse.



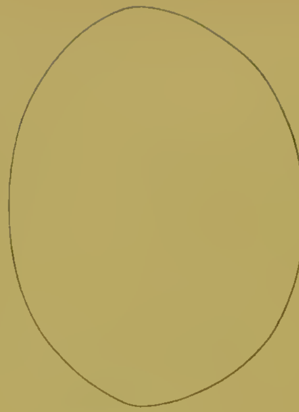
Textfig. 92.
Rind.



Textfig. 91.
Schaf.



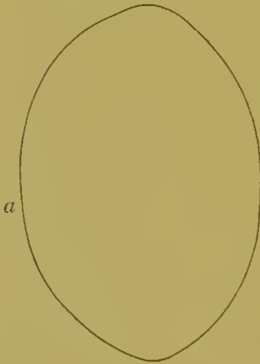
Textfig. 93.
Hase.

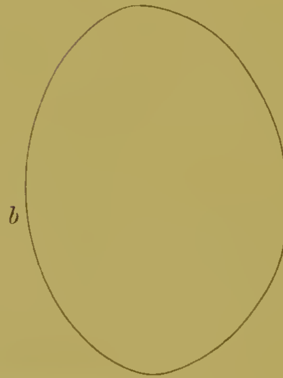


Textfig. 94.
Kaninchen.

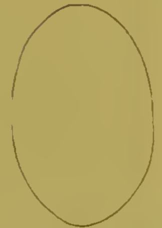


Textfig. 99.
Fuchs.



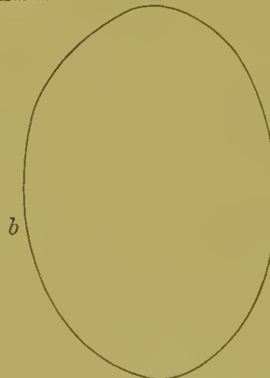


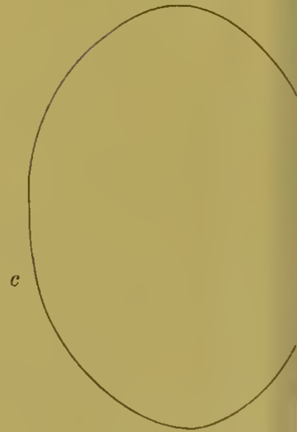
Textfig. 98 *a* und *b*.
Hund.



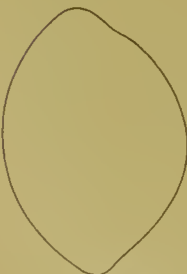
Textfig. 100.
Edelmarder.



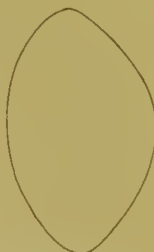




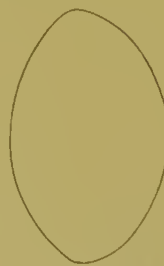
Textfig. 101 *a*—*c*.
Katze.



Textfig. 102.
Inuus.



Textfig. 103.
Macacus.



Textfig. 104.
Pavian.



Textfig. 1
Mensch.

größer, als der der hinteren, aber doch ist namentlich die vordere Fläche viel stärker gewölbt, als beim Reh und der Gemse. Der Äquator ist weder beim Schaf noch beim Rind deutlich markirt, sicher aber geht die Äquatorialebene in beiden Fällen durch die vordere Hälfte der Linse.

Bei den Nagern treffen wir sehr mannigfache Linsenformen. Beim Hasen (Textfig. 93) und Kaninchen (Textfig. 94) ist die Wölbung der vorderen Fläche gewöhnlich eine ziemlich geringe, der Äquator ist leidlich gut markirt und die Äquatorialebene schneidet die Linsenachse vor ihrer Mitte. Beim Meerschweinchen (Textfig. 95) sind beide Flächen, wenigstens in der Umgebung der Pole, stark abgeflacht, die Wölbung nimmt aber gegen den Äquator erheblich zu. Die Äquatorialebene fällt in die vordere Hälfte der Linse. Bei der Ratte und der Maus (Textfig. 96) ist die Linse mehr kugelig, der Krümmungsunterschied der beiden Flächen also gering. Dem entsprechend lässt sich auch die Lage des Äquators schwer mit Sicherheit angeben; die Äquatorialebene dürfte die Linsenachse knapp vor ihrer Mitte treffen. Sehr merkwürdig ist die Linse des Eichhörnchens (Textfig. 97) geformt. Sie erinnert etwas an die Linse des Rehes und noch mehr an die des Pferdes. Wie hier, ist der Unterschied der beiden Krümmungsradien ein sehr bedeutender; der Äquator bildet wieder eine Art Leiste und die Äquatorialebene schneidet die Achse etwa an der Grenze zwischen erstem und zweitem Viertel. Ich habe eine größere Zahl von Eichhörnchenlinsen untersucht und bei allen genau dieselbe merkwürdige Form gefunden; nur in Beziehung auf die Größe bestanden Unterschiede; vermuthlich gehörten sie verschieden großen oder verschieden alten Thieren an.

Auch die Linsen der Carnivoren bieten manche Eigenthümlichkeiten. Das gewöhnliche Verhalten scheint das zu sein, dass die vordere Fläche stärker gewölbt ist, als die hintere, und zwar scheint der Wölbungsunterschied meistens ein recht beträchtlicher zu sein. Dies sieht man beim Hunde (Textfig. 98*a*), dem Fuchs (Textfig. 99) und der Katze (Textfig. 101 *a*—*c*), und zwar sowohl bei jungen, als alten Thieren. Der Äquator ist überall leidlich gut markirt und die Äquatorialebene schneidet die Achse etwas hinter ihrer Mitte. Einmal habe ich aber bei einem Hunde Linsen getroffen, welche vorn schwächer gekrümmt waren, als hinten (Textfig. 98*b*). Was die Linsen des Edelmarders (Textfig. 100) betrifft, so kann ich über die Form nichts ganz Bestimmtes aussagen, da dieselbe bei der Fixirung etwas gelitten hatte.

Die Linsen der drei untersuchten Affenspecies zeigten sämmtlich

einen sehr auffallenden Wölbungsunterschied der beiden Flächen; alle waren vorn viel flacher, als hinten. Der Äquator war überall deutlich markirt und die Äquatorialebene traf die Achse vor ihrer Mitte. An den beiden Linsen eines Innus (Textfig. 102) war hinter dem Äquator eine seichte ringförmige Furche vorhanden; eine Andeutung einer solchen fand sich auch an den Linsen des Macacus (Textfig. 103); beim Pavian aber (Textfig. 104) war die hintere Fläche überall gleichmäßig gewölbt.

Was den Menschen betrifft, so ist bekannt, dass auch bei ihm die vordere Linsenwölbung geringer ist, als die hintere, dass der Äquator ziemlich gut markirt ist und die Äquatorialebene die Achse vor ihrer Mitte schneidet. Diejenige Linse, welche mir in ihrer Form am besten erhalten zu sein schien, habe ich in Textfig. 105 abgebildet. Sie stammt von einem 25jährigen Mann und war mit doppeltchromsaurem Kalium und Osmiumsäure fixirt.

An allen menschlichen Linsen, welche ich untersuchte, und eben so auch an den Linsen der Affen war noch eine andere sehr merk-



Textfig. 106.
Vom hinteren Linsenpol.



Textfig. 107.
Vom Äquator.

würdige Eigenthümlichkeit zu sehen, die von Wichtigkeit ist. Der Äquator war nicht glatt, sondern zeigte eine große Zahl meridional gestellter, leistenartiger Erhebungen von nicht ganz gleicher Höhe und Breite. Die Zahl derselben dürfte ungefähr der Zahl der Ciliarfortsätze entsprechen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen,

dass diese äquatorialen Leisten dem Ansatz der Zonulafasern ihre Entstehung verdanken. Die obenstehenden Figuren geben ein anschauliches Bild dieser Leisten in der Ansicht vom hinteren Linsenpol (Textfig. 106) und vom Äquator (Textfig. 107).

Übrigens ist die Beziehung der Zonulafasern zu diesen Leisten des Linsenäquators noch im Detail zu untersuchen. Dabei werden hauptsächlich die Bilder in Frage zu kommen haben, welche man von Äquatorialschnitten durch den Ciliarkörper, die Zonula und die Linse erhält. Solche Schnitte zeigen ganz merkwürdige und, wie mir scheint, noch nicht genügend bekannte Verhältnisse. Man sieht nämlich, dass stets zwei Bündel von Zonulafasern einen Ciliarfortsatz zwischen sich fassen, und dass sie in ihrem Zuge gegen die Linse schließlich pinselförmig aus einander weichen. Man überzeugt sich leicht, dass die in den meisten Lehr- und Handbüchern verbreitete Angabe, dass ein Theil der Zonulafasern von den Spitzen der Ciliarfortsätze entspringe, dem thatsächlichen Verhalten nicht entspricht. Ja, ich möchte es überhaupt bezweifeln, dass jemals eine Zonulafaser von einem Ciliarfortsatze ihren Ursprung nehme. Höchstens ganz tief unten an der Basis können einige Fasern entspringen. Zur Entscheidung dieser Frage sind Meridionalschnitte ganz ungeeignet. — Das Hauptursprungsgebiet der Zonulafasern liegt zweifellos in einer Zone, welche unmittelbar vor der Ora serrata gelegen ist; von dieser Zone erstreckt sich das Gebiet in den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen nach vorn.

In Beziehung auf die histologische Bedeutung der Zonulafasern schließe ich mich an SCHOEN[1] an, wenigstens in so fern als er einen Theil der Fasern von den Zellen der Pars ciliaris retinae ausgehen lässt. Vom genetischen Standpunkte aus haben wir die dem Glaskörper zugewendete Seite der Zellen der inneren Lamelle der Pars ciliaris retinae als die basale Seite zu betrachten, und demgemäß müssen wir die Zonulafasern als basale Ausläufer dieser Zellen auffassen. Sie sind also der Retina im weiteren Sinne des Wortes zuzurechnen. Aber nicht bloß die Zonula, sondern auch den Glaskörper sehe ich für eine Bildung an, welche genetisch mit der Retina zusammengehört. Man sehe sich nur einmal die Stelle an, wo beim Embryo der Glaskörper zur Entwicklung kommt. Überall entspricht diese dem Übergang der Pars optica retinae in die Pars caeca. Hier tritt, wie in den früheren Kapiteln wiederholt betont

[1] W. SCHOEN, Zonula und Ora serrata. Anat. Anz. Bd. X. Nr. 11. Jan. 1895. p. 360—364.

worden ist, der Glaskörper zuerst in die Erscheinung, und von hier breitet er sich weiter aus. In diesem Raum sind aber bei allen niederen Wirbelthieren bis zu den Säugethieren hinauf gar keine Mesodermzellen gelegen, welche den Glaskörper bilden könnten. Nur hinsichtlich der Säugethiere könnte man durch die zahlreichen, vielleicht von etwas Bindegewebe begleiteten Gefäße, welche sich zwischen Linse und Augenblase eindrängen, in Versuchung geführt werden, an einen mesodermalen Ursprung des Glaskörpers zu denken; aber die Verhältnisse, die hier vorliegen, sind rein sekundärer Natur, sie finden ihre Erklärung lediglich in dem außerordentlichen Wachsthum der Säugethierlinse, aber sie haben nichts mit der Bildung des Glaskörpers zu thun. Retina, Zonula und Glaskörper sind rein ektodermale Bildungen und gehören genetisch innig zusammen. Mit dieser Auffassung stimmt auch das interessante Bild überein, das unlängst RETZIUS[1] von der Faserung des Glaskörpers des Frosches gegeben hat. — Ich setze mich durch meine histogenetische Auffassung des Glaskörpers in Widerspruch mit der bisherigen Lehrmeinung. Nur TORNATOLA[2] hat kürzlich eine ähnliche Auffassung geäußert; mag auch seine Darstellung, die ich nur aus dem Referate in SCHWALBE's Jahresberichten kenne, wenig vertrauenerweckend sein, so trifft sie, wie mir scheint, in der Hauptsache doch das Richtige. — Ich hoffe, auf diesen Gegenstand noch in einer späteren Arbeit zurückkommen zu können.

Ich habe versucht, von einigen Linsen die Krümmungsradien der beiden Flächen zu berechnen und habe dabei u. A. folgende Werthe gefunden. Bei der Linse eines Schweines betrug der Krümmungsradius der vorderen Fläche 5,62, der der hinteren 5,00 mm; an einer zweiten Schweinelinse fand ich viel größere Werthe, nämlich 6,37, bezw. 5,25 mm. Bei der Linse eines Schafes betrug der Krümmungsradius der vorderen Fläche 8,79, der der hinteren 8,09 mm. Bei der Linse eines Rindes betrugen die beiden Maße 11,91, bezw. 10,22 mm; bei einer zweiten Linse 11,77, bezw. 10,33 mm; bei einer dritten 10,87, bezw. 9,77 mm. Bei einer der beiden untersuchten Innuslinsen betrug der Krümmungsradius der vorderen Fläche 4,77, der

[1] G. RETZIUS, Über den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Thiere. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. VI. Taf. XXXII, Fig. 10.

[2] TORNATOLA, Origine et nature du corps vitré. Résumé de la communication faite au XII. congrès internat. de méd. de Moscou. Rev. génér. d'Ophthalm. XIV ann. Referirt von H. VIRCHOW in SCHWALBE's Jahresberichten für das Jahr 1897. Neue Folge. Bd. III. 1898.

der hinteren 3,87 mm; bei der anderen 4,97, bezw. 3,75 mm. Bei der abgebildeten menschlichen Linse fand ich für die vordere Linsenfläche einen Krümmungsradius von 5,31, für die hintere von 5,07 mm. Ich habe aber diese Berechnungen nicht weiter fortgesetzt, weil sie doch nur einen sehr fraglichen Werth besitzen. Die Linse ist eben ein in ihrer Form sehr veränderlicher Körper und die Maße, die wir von der gehärteten Linse abnehmen, beziehen sich immer nur auf eine ganz bestimmte Form, nämlich auf jene, welche sie bei der betreffenden Methode der Fixirung und Konservirung gerade annimmt. Diese Form weicht vielleicht eben so sehr von jener ab, welche die Linse bei vollständig entspannter Zonula besitzt, wie von jener, welche sie bei ad maximum angespannter Zonula annimmt. Daher kann es z. B. auch nicht als ein Beobachtungsfehler angesehen werden, wenn die von mir angegebenen Werthe für die Krümmungsradien der menschlichen Linse hinter den von v. HELMHOLTZ u. A. für die lebende Linse berechneten weit zurückbleiben.

Aber noch ein anderer Umstand erschwert die Berechnung der Krümmungsradien nach fixirten Linsen. Die beiden Flächen stellen nämlich, wenn überhaupt, nur in den seltensten Fällen reine Kugelsegmente dar, sie sind durchaus nicht immer nach einem einzigen, einheitlichen Krümmungsradius gewölbt, sondern dieser ändert sich fortwährend vom Pol gegen den Äquator. Dies kann ich allerdings mit Sicherheit nur von den fixirten Linsen sagen; aber ich halte es für wahrscheinlich, dass es bis zu einem gewissen Grade auch für die Linsen der lebenden Thiere gilt.

Bekanntlich besitzen alle Säugethierlinsen, so weit sie untersucht sind, Nähte. Diese haben aber nur bei den Leporiden, dem Hasen und Kaninchen, eine einfach lineare Form; bei allen anderen sind mehr oder weniger komplicirte Linsensterne vorhanden. Nicht bloß die Thatsache, dass wir bei den niederen Wirbelthieren, so weit überhaupt Linsennähte vorkommen, nur einfache lineare Nähte antreffen, sondern auch der Umstand, dass jene Säugethiere, welche, wie das Schwein, im entwickelten Zustande dreistrahlige Linsensterne besitzen, in frühen embryonalen Stadien einfache lineare Nähte aufweisen, zwingt uns zu der Annahme, dass diese die ursprüngliche Form darstellen, von welcher sich die Linsensterne als eine sekundäre Form ableiten.

Es wird angegeben, dass beim Kaninchen die hintere Naht horizontal, die vordere vertikal stehe. Ganz genau trifft dies nicht zu, indem die hintere Naht schief von vorn und oben nach hinten und

unten, die vordere von hinten und oben nach vorn und unten zieht. Jedoch ist der Winkel, den die hintere Naht mit dem horizontalen, die vordere mit dem vertikalen Meridian einschließt, nur ein ganz kleiner; er dürfte kaum mehr als 20° betragen. Übrigens wird eine genaue Bestimmung der Lage der Nähte oft dadurch erschwert, dass dieselben nicht immer gerade Linien vorstellen, sondern mehrfach winkelig abgeknickt oder wellenförmig gebogen oder selbst sichelförmig erscheinen können; ja es kann vorkommen, dass sie aus zwei Schenkeln bestehen, welche in einem stumpfen, abgerundeten Winkel in einander übergehen.

Von den dreistrahligen Linsensternen wird angegeben, dass an der hinteren Fläche ein Strahl senkrecht nach unten, einer nach vorn und oben und der dritte nach hinten und oben verlaufe. Ich habe nur beim Hund die Lage der Sterne bestimmt und gefunden, dass der untere Strahl nicht genau vertikal steht, sondern etwas nach vorn gerichtet ist. Dem entsprechend war der vordere obere Strahl steiler gestellt als der hintere obere. — Bekanntlich schließen die drei Strahlen mit einander Winkel von je 120° ein, und der Stern der vorderen Fläche ist gegen den der hinteren um 60° gedreht. Dies trifft gewiss in der Mehrzahl der Fälle zu, und oft genug begegnet man Linsensternen von außerordentlicher Regelmäßigkeit und Schönheit. Aber es kann auch vorkommen, dass die Winkel, welche die Strahlen mit einander einschließen, nicht gleich groß, dass die Strahlen nicht gleich lang sind, dass sie nicht gerade verlaufen, dass sich ein Strahl spaltet, und dass endlich statt eines dreistrahligen Sternes ein vierstrahliger erscheint. Zuweilen stimmen sogar die beiden Linsen eines und desselben Thieres nicht mit einander überein.

Meine Beobachtungen am Schwein lassen den Schluss zu, dass von den drei Strahlen der hinteren Linsennaht die beiden oberen zusammen der hinteren Linsennaht des Kaninchens und also auch der niederen Wirbelthiere, so weit hier Linsennähte vorkommen, entsprechen.

Beim menschlichen Fötus und Neugeborenen besitzt die Linse bekanntlich dreistrahlige Sterne; beim Erwachsenen sollen sechs- und neunstrahlige vorkommen. Einen sechsstrahligen habe ich selbst nicht beobachtet, will aber sein Vorkommen nicht in Abrede stellen; dagegen habe ich sehr schöne neunstrahlige Sterne gesehen. Die Strahlen vereinigen sich am hinteren und ähnlich auch am vorderen Linsenpol und ihrer Umgebung (vgl. Textfig. 106). Die Strahlen sind nicht geradlinig, sondern zeigen zickzackförmige Knickungen, und das ganze Bild erinnert sehr an das von Blitzfiguren.

Ich lasse nun wieder eine Zusammenstellung der Durchmesser der Linsen und der aus denselben berechneten Indices folgen:

	Äquatorialdurchm. in mm	Achse in mm	Index
Equus caballus	20,14	12,28	1,64
Sus scrofa dom. *a*	10,00	7,62	1,31
» » » *b*	9,50	7,37	1,28
Cervus capreolus *a*	14,68	10,31	1,42
» » *b*	14,68	10,37	1,41
Rupicapra rupicapra	14,21	8,82	1,61
Ovis aries *a*	15,73	12,44	1,26
» » *b*	15,53	12,04	1,28
Bos taurus *a*	19,55	14,60	1,33
» » *b*	18,65	14,38	1,29
» » *c*	19,10	14,76	1,29
Lepus timidus *a*	14,15	10,78	1,31
» » *b*	13,37	9,37	1,42
Lepus cuniculus	11,89	8,79	1,35
Cavia cobaya	5,53	3,84	1,44
Mus musculus	2,49	2,00	1,24
Sciurus vulgaris *a*	5,53	4,23	1,30
» » *b*	5,23	4,03	1,29
» » *c*	5,07	3,66	1,39
» » *d*	4,87	3,40	1,43
Canis familiaris *a*	10,60	7,13	1,48
» » *b*	10,92	7,69	1,42
Canis vulpes	11,43	7,75	1,47
Mustela martes	6,61	4,30	1,53
Felis domestica, jung	10,37	6,83	1,52
» » erwachsen *a*	10,56	7,50	1,40
» » » *b*	11,59	8,18	1,41
» » » *c*	13,25	8,93	1,48
Macacus rhesus	7,72	4,67	1,65
Innus erythraeus *a*	7,83	5,07	1,54
» » *b*	8,03	5,42	1,48
Cynocephalus babuin	7,81	4,88	1,40
Mensch, erwachsen *a*	7,58	4,77	1,56
» » *b*	8,00	4,69	1,70

Die aus den beiden Durchmessern berechneten Indices beziehen sich natürlich nur auf jene Form der Linse, welche diese bei der

Fixirung annimmt. Dasselbe gilt auch für die beiden Durchmesser selbst. Index und Durchmesser müssen sich bei der Accommodation fortwährend ändern und es wäre daher von Wichtigkeit, die extremsten Werthe für dieselben kennen zu lernen. Die Zahlen, welche in der vorstehenden Tabelle mitgetheilt sind, besitzen also nur einen relativen Werth; trotzdem konnte ich mich nicht entschließen, auf eine Mittheilung derselben ganz zu verzichten.

Im höchsten Grade auffallend ist die außerordentliche Verschiedenheit der relativen Größe der Linsen. Die relativ größten Linsen dürften wohl auch unter den Säugethieren die nächtlichen Formen, wie die Ratte und die Maus, besitzen. Ihre Linsen sind nicht bloß groß im Verhältnis zur Größe des Auges, dessen verfügbaren Raum sie fast ganz erfüllen, sondern auch groß im Verhältnis zur Größe des ganzen Thieres. Relativ große Linsen besitzen auch der Hase und das Kaninchen, Linsen, deren Äquatorialdurchmesser beträchtlich größer ist, als z. B. der der Linsen des Schweines. Auch die Linsen der Carnivoren zeichnen sich durch eine sehr erhebliche Größe aus. Die Katze z. B. besitzt eine Linse, deren Äquatorialdurchmesser den der Linse des Schweines übertrifft. Die relativ kleinsten Linsen besitzen die Primaten und unter ihnen wieder die kleinsten der Mensch. Seine Linsen sind absolut und um so mehr relativ kleiner, als die der Katze oder des Kaninchens, kleiner als die des Schweines, kaum halb so groß, als die des Schafes oder des Rehes. Zugleich sind, wie schon oft hervorgehoben wurde, die Linsen des Menschen die flachsten von allen; es giebt ja immerhin Säugethierlinsen, die vorn noch mehr abgeflacht sind, als sie, aber nirgends ist die Wölbung beider Flächen so gering, wie bei ihnen.

Ich wende mich nun wieder zur Beschreibung des feineren Baues.

Was das Epithel betrifft, so kann man in das gröbere Verhalten desselben schon makroskopisch einen Einblick gewinnen. Wenn man nämlich eine Linse, nachdem sie von den Glaskörperresten gereinigt ist und die Zonulafasern möglichst entfernt sind, in alkoholischem Boraxkarmin färbt und dann den überschüssigen Farbstoff mit salzsaurem Alkohol gut extrahirt, so erkennt man schon mit freiem Auge, wie weit das Epithel reicht. Die ganze Vorderfläche einer solchen Linse erscheint intensiv roth gefärbt, wobei die Intensität der Färbung gegen den Äquator zunimmt; vielleicht ist es richtiger, zu sagen, am Äquator befindet sich eine, je nach der Größe der Linse verschieden breite Zone von besonders dunkler Farbe, welche nach

vorn keine scharfe Grenze hat, sondern ganz allmählich an Intensität verliert, während sie nach hinten mit einem scharfen Rande endigt. Dieser Rand ist die Epithelgrenze. Dieselbe entspricht bei allen Linsen, mögen sie so flach sein, wie die des Menschen, oder so kugelig, wie die der Maus oder der Ratte, mag der Krümmungsunterschied der beiden Flächen ein großer oder ein geringer sein, ziemlich genau dem Äquator.

Aber nicht bloß in diesen allgemeineren Verhältnissen zeigt das Linsenepithel eine große Übereinstimmung bei allen Säugethieren, sondern auch im feineren Bau. Überall ist es in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten, unmittelbar vor der Epithelgrenze am dicksten. Wenn auch die Dickenzunahme ganz allmählich erfolgt, so wird sie doch erst in einiger Entfernung vom Äquator erheblicher, so dass also die Zone, innerhalb welcher das Epithel ein kubisches oder cylindrisches ist, keine sehr große Breite besitzt. Mit diesen Eigenthümlichkeiten hängt auch das Bild zusammen, welches man bei der Untersuchung ganzer, in der angegebenen Weise gefärbter Linsen erhält.

Im Einzelnen ergeben sich zwischen den verschiedenen von mir untersuchten Arten Differenzen, die ich zunächst nach den Bildern, welche man auf Meridionalschnitten erhält, kurz beschreiben will.

Beim Pferd ist das Epithel fast an der ganzen Vorderfläche ungemein flach und seine Kerne sind hier durch große Abstände von einander getrennt. Erst gegen den Äquator werden die Zellen höher, nehmen kubische Formen an und ihre Kerne runden sich ab und rücken gegen die Linsenfaserseite des Epithels. Unmittelbar vor der Epithelgrenze sind die Zellen etwa fünfmal so hoch, als in der Umgebung des vorderen Linsenpoles.

Viel geringer ist diese Differenz beim Schwein; das Epithel ist zwar in der Nähe der Epithelgrenze ungefähr von der gleichen Höhe, wie beim Pferd, in der Mitte der Vorderfläche aber ist es mehr als doppelt so hoch, als bei diesem. Damit hängt auch der Umstand zusammen, dass hier die Kerne nicht so abgeplattet sind, wie beim Pferd, und dass sie viel dichter neben einander stehen. In den kubischen Zellen der Äquatorialzone liegen sie wieder der Linsenfaserseite benachbart. Diese Seite haben wir, wie aus der Entwicklung hervorgeht, als freie, die entgegengesetzte, der Kapsel zugewendete, als basale zu betrachten. Die Lage der Kerne in der Nähe des freien Endes der Zellen wiederholt sich bei allen untersuchten Formen in wesentlich derselben Weise und ich werde daher in der Folge dieses Verhaltens nicht mehr speciell Erwähnung thun.

Bei den Wiederkäuern ist zwar das Epithel an der Vorderfläche nur um ein Geringes niedriger als beim Schwein, die Kerne sind aber doch durch viel größere Zwischenräume von einander getrennt; die Zellareale sind also größer. In der Nähe der Epithelgrenze sind die Zellen beim Schaf, Rind und Reh etwa doppelt und bei der Gemse fast dreimal so hoch als am vorderen Linsenpol.

Unter den Nagern treffen wir verschiedene Zustände. Beim Hasen ist das Epithel sowohl in der Mitte der Vorderfläche, als am Äquator etwas dünner, als beim Kaninchen. Bei beiden ist es hier etwa dreimal so dick als dort. Größer ist die Differenz beim Meerschweinchen, indem es am Äquator etwa viermal so dick ist, als in der Umgebung des vorderen Linsenpols. Ganz ähnlich verhalten sich auch die Ratte und die Maus. Nur ist das Epithel sowohl vorn, als am Äquator absolut niedriger. Relativ hoch ist das Epithel an der ganzen vorderen Linsenfläche beim Eichhörnchen; es ist hier so hoch, wie ich es sonst nur beim Schwein gefunden habe. Die Kerne sind daher auch nicht so plattgedrückt wie sonst, sondern erscheinen mehr kugelig oder oval. Die Abstände zwischen denselben sind gering. Am Äquator sind die Zellen kaum doppelt so hoch als am vorderen Linsenpol.

Bei den Carnivoren ist das Epithel fast an der ganzen Vorderfläche außerordentlich niedrig, niedriger als bei den Wiederkäuern und den meisten Nagern; am Äquator ist es vier- bis sechsmal so hoch, als in der Mitte der Vorderfläche. Am größten scheint diese Differenz beim Hunde zu sein.

Bei den Primaten ist das Epithel vorn gewöhnlich etwas dicker, als bei den Carnivoren, aber dünner, als bei den Wiederkäuern; am dünnsten scheint es beim Menschen zu sein. Am Äquator besitzt es überall die drei- bis vierfache Höhe.

Ich gebe eine tabellarische Übersicht meiner Messungen der Epitheldicke:

Dicke des Epithels in Millimetern

	vord. Pol	Äquator		vord. Pol	Äquator
Pferd	0,003	0,015	Eichhörnchen	0,007	0,0125
Schwein	0,007	0,015	Hund, kleine Rasse	0,002	0,0125
Reh	0,006	0,01	» mittelgr. »	0,002	0,0125
Gemse	0,006	0,017	» große »	0,003	0,0135
Schaf	0,005	0,01	Fuchs	0,002	0,01
Rind	0,006	0,01	Marder	0,003	0,013
Hase	0,003	0,01	Katze	0,003	0,01
Kaninchen	0,005	0,013	Macacus	0,004	0,012
Meerschweinchen	0,004	0,016	Inuus	0,003	0,012
Ratte	0,0025	0,01	Cynocephalus	0,004	0,008 (?)
Maus		0,005	Mensch	0,0025	0,009

Einen weiteren Einblick in den Bau des Epithels, namentlich, was die Anordnung der Zellen betrifft, erhält man bei der Untersuchung abgelöster Epithelfetzen. Präparate davon sind leicht anzufertigen; man braucht nur eine gut fixirte und gehärtete Linse auf kurze Zeit aus Alkohol in Wasser zu bringen, so gelingt es gewöhnlich sehr leicht, das Epithel sammt der Kapsel in großen zusammenhängenden Stücken abzuziehen. Es empfiehlt sich, zuvor die Zonulafasern so viel als möglich zu entfernen, da dieselben sonst gerade denjenigen Theil des Epithels bedecken, auf dessen Untersuchung es in erster Linie ankommt.

An solchen Epithelfetzen grenzen sich die einzelnen Zellen meistens durch recht deutliche, zuweilen durch außerordentlich scharfe Linien von einander ab. Man überzeugt sich leicht, dass die Größe der Zellareale von der Mitte der Vorderfläche gegen den Äquator konstant abnimmt; sie nimmt also in derselben Richtung ab, in welcher die Höhe der Zellen zunimmt. — Die Kerne erscheinen in der Mitte der Vorderfläche an gefärbten Präparaten heller, als in der Nähe des Äquators, ein Umstand, der sich einfach daraus erklärt, dass man dort in der Richtung des kürzeren, hier in der Richtung des längeren Durchmessers durch dieselben blickt. Sie enthalten ein ungemein zartes Chromatingerüst, in welchem sich ein oder mehrere nucleolenartige Bildungen finden. Es ist sehr auffallend, dass die Kerne, wenn überhaupt, so nur in den seltensten Fällen genau in der Mitte der Zellareale liegen; weitaus in der Mehrzahl der Fälle haben sie eine excentrische Lage und manchmal liegen sie dicht an der Grenze der betreffenden Areale. Diese Erscheinung ist mir ganz besonders am Linsenepithel des Rindes und Hundes aufgefallen, das sich zu solchen Untersuchungen in vorzüglicher Weise eignet.

Eine bestimmte Anordnung lässt sich an den Zellen der Vorderfläche der Linse bis zum Äquator nicht erkennen; aber trotzdem scheinen mir gewisse Thatsachen dafür zu sprechen, dass auch hier die Anordnung der Zellen eine regelmäßige ist. Ich glaube dies vor Allem aus der Lage der Kerne innerhalb der Zellareale schließen zu müssen. Schon bei mäßiger Vergrößerung sieht man, dass die Kerne die Neigung haben, sich in bestimmter Weise zu gruppiren, so dass sie förmliche Nester bilden. — So wenig sicher aber auch die Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen hier ist, so entschieden tritt sie wieder an der Epithelgrenze hervor. Unmittelbar hinter der Strecke, in welcher die Zellen am dichtesten stehen, folgt wieder die Zone der meridionalen Reihen. Ich habe diese nirgends ver-

misst, wo ich danach gesucht habe. Die schönsten Bilder habe ich vom Rind, Schwein, Hund und Eichhörnchen erhalten. Die Zone scheint nicht überall gleich breit zu sein; beim Schwein misst sie 0,26 mm, beim Rind mindestens 0,22 mm; etwas schmäler dürfte sie beim Hund, Kaninchen und Eichhörnchen sein. Sie grenzt sich nach hinten an abgezogenen Epithelfetzen durch eine gerade Linie ab, während sie nach vorn in das ungeordnete Epithel übergeht. Die Umordnung der Zellen erfolgt, wie bei allen Wirbelthieren, sehr rasch.

Die Breite der Zone hängt natürlich von der Länge der meridionalen Reihen und diese selbst wieder von der Zahl der Zellen ab, die sich zu einer Reihe an einander fügen. Die längsten Reihen scheinen die Ungulaten, das Schwein und Rind, zu besitzen; ich zähle hier in jeder Reihe 16 bis 20 Zellen; etwas kürzer scheinen sie bei den übrigen Säugethieren zu sein. Etwas Bestimmtes lässt sich aber meistens darüber desshalb nicht sagen, weil man nur selten eine sichere Gewähr dafür hat, dass beim Abziehen des Epithels auch wirklich die ganzen Reihen mitgegangen sind. Daher lässt sich gewöhnlich nur eine untere Grenze für die Zahl dieser Zellen angeben, keine obere. Wenn ich also finde, dass beim Hund, Kaninchen, Eichhörnchen und der Ratte acht bis zehn Zellen eine Reihe bilden, so soll damit nicht gesagt sein, dass diese Zahl nicht eine größere sein kann. Übrigens ist dies eine Frage von nebensächlicher Bedeutung; die Hauptsache ist, dass auch bei den Säugethieren die Zellen an der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen geordnet sind.

Am hinteren Ende dieser Reihen bilden sich die Zellen zu den Linsenfasern um und da diese Umbildung nicht plötzlich, sondern allmählich erfolgt, so liegt darin ein weiteres Moment, welches eine sichere Angabe über die Zahl der eine Reihe zusammensetzenden Zellen erschwert.

Innerhalb der meridionalen Reihen sind äquatorialer und meridionaler Durchmesser der Zellen ungefähr gleich groß; in Folge dessen erinnern die Bilder mehr an die der Amphibien, als an die der Saurier. Auf Taf. IV, Fig. 2 u. 3 sind kleine Stücke von der Epithelgrenze des Schweines (Fig. 2) und des Rindes (Fig. 3) abgebildet. Die Figuren sind aber kaum im Stande, den überwältigenden Eindruck von Regelmäßigkeit wiederzugeben, welchen die Präparate selbst hervorbringen. Je größer nämlich die Zahl der meridionalen Reihen ist, die man überblickt, um so mehr treten die kleinen Unregelmäßigkeiten, die sich innerhalb derselben finden, zurück. — Von ganz besonderem Interesse ist das Bild der Fig. 3, weil hier die

Zellgrenzen sehr scharf hervortreten. In der untersten der sechs abgebildeten Reihen sind die Kerne innerhalb der Zellen nicht ganz gleichmäßig gelagert; die Mehrzahl liegt oben, eine geringe Zahl unten oder in der Mitte (in Beziehung auf die Orientirung der Figur). In den folgenden drei Reihen liegen die Kerne fast ausnahmslos an der unteren Seite, eben so auch in der obersten der sechs Reihen, während in der vorletzten einige Kerne eine abweichende Lage einnehmen.

Beim Menschen scheinen die Reihen ziemlich kurz und nicht so regelmäßig zu sein, wie sonst; vielleicht gilt dies auch von den Affen.

Ich habe im Linsenepithel jüngerer Thiere nach Theilungsfiguren gesucht und es hat sich dabei ergeben, dass solche nie in den meridionalen Reihen auftreten; dagegen trifft man sie in der Zone dicht gedrängter Epithelzellen, also vor den meridionalen Reihen, nicht selten. Wenn auch meine Beobachtungen an Säugethieren in dieser Beziehung weit hinter jenen an Amphibien zurückstehen, so stimmen doch ihre Ergebnisse mit den dort gewonnenen überein. Die Vermehrung der meridionalen Reihen hat also auch bei den Säugethieren nicht in diesen selbst den Grund, sondern sie ist auf Rechnung der Theilungen und Verschiebungen zu setzen, welche in der vor den meridionalen Reihen gelegenen Epithelzone stattfinden.

Am hinteren Ende der meridionalen Reihen bilden sich die Zellen zu Linsenfasern um. Die Art dieser Umbildung ist bei allen Arten und Ordnungen wesentlich dieselbe und nur in gewissen Details zeigen sich geringfügige Unterschiede. Ich habe einerseits um diese Unterschiede zu zeigen, andererseits um die principielle Übereinstimmung zur Anschauung zu bringen, auf Taf. IV, Fig. 4—8 fünf Fälle abgebildet. Die erste Figur (Fig. 4) zeigt uns die Linsenfaserbildung beim Schaf. Die Zellgrenzen stellen sich am hinteren Ende der meridionalen Reihen schief und die Zellen selbst wachsen an ihrem unteren Ende in eine feine Spitze aus, die sich allmählich zu einem dünnen, bandförmigen Fortsatz verlängert, der sich unter dem entsprechenden Fortsatz der nächst vorderen Zelle nach vorn schiebt. Die äußeren Enden der Zellen erscheinen breit und auf dem Meridionalschnitt mehr oder weniger dreieckig oder kolbenförmig. Bald aber gleicht sich der Unterschied der beiden Enden der jungen Fasern aus und man findet, dass nun auch die vorderen Faserenden zu langgestreckten Kolben auswachsen.

Die zweite Figur (Fig. 5) führt uns die Linsenfaserbildung der Gemse vor Augen. Sie ist namentlich desshalb interessant, weil sie

uns zeigt, wie groß nicht bloß die Zellen an der Epithelgrenze, sondern wie dick auch die jungen Linsenfasern im Vergleich mit dem Schafe sind. In der Hauptsache zeigt aber das Bild eine volle Übereinstimmung mit dem vorigen. Wie bei diesem wenden sich auch hier die Kerne der jungen Linsenfasern in sehr geringer Entfernung von der Epithelgrenze in die Tiefe.

Anders ist dies beim Eichhörnchen (Fig. 6), wo die Kerne der jungen Linsenfasern hinter der Epithelgrenze noch eine Strecke weit dicht unter der Kapsel liegen. Eine Mittelstellung nimmt in dieser Beziehung die Ratte (Fig. 7) ein, während Inuus (Fig. 8) in so fern einiges Interesse bietet, als die Zellgrenzen, wie es scheint, schon ungefähr in der Mitte der meridionalen Reihen eine schiefe Stellung anzunehmen beginnen. Die Umbildung der Epithelzellen zu den Linsenfasern erfolgt aber auch hier in derselben Weise, wie bei den übrigen Formen. Ganz ähnliche Bilder, wie von Inuus, Macacus oder Cynocephalus erhält man auch von Meridionalschnitten durch die Linse des Menschen.

In Anbetracht dieser weitgehenden Übereinstimmung in der Umbildung der Epithelzellen zu den Linsenfasern ist es einigermaßen auffallend, dass sich die Kernzone bei den einzelnen Ordnungen und Arten nicht ganz gleich verhält. Bei allen Ungulaten, sowohl den Perissodactylen, als den Artiodactylen, wendet sie sich, nachdem sie von der Epithelgrenze an nur eine ganz kurze Strecke nach hinten gezogen ist, alsbald centralwärts. Ein Theil der Kerne zieht dabei nach vorn, ein anderer direkt nach innen, ein dritter nach hinten. Dabei ist mir mehrmals ein merkwürdig asymmetrisches Verhalten der Kernzone aufgefallen: Ein Meridionalschnitt durch eine Linse trifft natürlich die Kernzone zweimal; die beiden Bilder derselben entsprechen nun aber keineswegs immer einander, indem sich die Kernstraße auf dem einen nach vorn, auf dem andern nach hinten wenden kann. Am auffallendsten ist diese Asymmetrie der Kernzone beim Schaf und Reh, aber auch beim Schwein habe ich einmal ganz ähnliche Bilder gesehen. Wie diese Asymmetrie zu erklären ist, kann ich nicht sagen; bei keinem der anderen untersuchten Säugethiere war davon etwas zu sehen.

Auch unter den Nagern zeigt die Kernzone nicht überall das gleiche Verhalten; beim Hasen und Kaninchen wendet sie sich, nachdem sie von der Epithelgrenze an eine kurze Strecke unter der Kapsel nach hinten gezogen ist, nach innen und vorn; die Kernstraße ist dabei von ziemlich beträchtlicher Länge und Breite. Beim Meer-

schweinchen und Eichhörnchen zieht die Kernzone von der Epithelgrenze an fast direkt nach innen und nur wenig nach vorn und die Kerne zerstreuen sich sehr rasch. Bei der Ratte und Maus wenden sich die Kerne zuerst nach hinten, liegen dabei dicht unter der Kapsel und ziehen dann nach vorn und innen, um sich jedoch sehr bald zu zerstreuen. — Die untersuchten Carnivoren zeigen alle wesentlich das gleiche Verhalten. Überall wendet sich die Kernzone, nachdem sie wieder eine Strecke weit von der Epithelgrenze an nach hinten gezogen ist, in einem spitzen Winkel nach vorn. Die Strecke von der Epithelgrenze bis zur Umbiegungsstelle der Kernzone ist beim Hund und der Katze länger, als beim Fuchs und Marder; zugleich ist die Kernstraße bei den beiden erstgenannten Arten von auffallender Länge, länger als ich sie sonst bei einem Säugethier angetroffen habe.

Bei allen untersuchten Primaten wendet sich die Kernzone bald hinter der Epithelgrenze nach innen und vorn. Dabei ist ganz besonders die Armuth an Kernen auffallend. Bei keinem Säugethier besteht die Kernzone aus einer so geringen Zahl von Kernen, wie bei den Primaten; die geringste Zahl habe ich bei Cynocephalus und dem Menschen gefunden; etwas größer, aber immer noch viel geringer, als bei den anderen Säugethieren, war sie beim Inuus und Macacus. Von diesen beiden Arten habe ich aber nur jüngere Exemplare untersucht, während der Cynocephalus erwachsen war. —

Ich gehe nun wieder zur Beschreibung der Linsenfasern über. Wie in den Linsen aller anderen untersuchten Wirbelthiere, haben wir auch in denen der Säugethiere Centralfasern, Übergangsfasern und Haupt- oder Grundfasern zu unterscheiden. Wie überall bauen auch bei ihnen die Hauptfasern weitaus den größten Theil der Linse auf.

Die Central- und Übergangsfasern kann ich nur nach den Bildern beschreiben, welche ich an Schnitten durch die Linse von Embryonen erhalten habe. Die Linsen der erwachsenen Thiere werden bei der Fixirung im Innern so spröde, dass es unmöglich ist, von den Central- und Übergangsfasern brauchbare Bilder zu bekommen. Wesentlich anders als bei älteren Embryonen dürften diese Fasern aber wohl auch bei den erwachsenen Thieren nicht aussehen. Es wurde schon früher erwähnt, dass die centralsten Fasern, diejenigen, welche ich, weil sie der Achse am nächsten liegen, als Achsenfasern bezeichnet habe, Anfangs etwas länger und dünner sind, als später. Sowie sie dann kürzer und dicker werden, verlieren sie ihre glattrandigen

Kontouren und erscheinen von mehr oder weniger wellenförmigen Linien begrenzt. Auf Taf. III, Fig. 5 sind solche Achsenfasern aus der Linse eines 101 mm langen Schweineembryo abgebildet. Zu dieser Zeit enthalten die Fasern noch Kerne; aber diese sind schon sehr klein, ihr Durchmesser beträgt höchstens 0,0025 mm, und sie erscheinen als ganz homogene Kugeln. Weiter nach außen werden die Kontouren der Fasern regelmäßiger und glatter. Wie schon erwähnt, war dieses Stadium das letzte, in welchem ich in den centralsten Fasern noch Kerne nachweisen konnte; schon bei einem Embryo von 115 mm Länge waren sie spurlos verschwunden.

Auf dem Äquatorialschnitt bieten die Centralfasern sehr mannigfache Bilder. Weitaus der Mehrzahl nach stellen die Faserquerschnitte unregelmäßig sechseckige Felder von verschiedener Größe dar; aber es fehlen auch fünfeckige oder selbst viereckige Felder nicht. Zwischendurch trifft man stets auch einige Faserquerschnitte von ganz außerordentlicher Größe und mehr rundlicher Form. — Wenn auch die Fasern weder zu koncentrischen, noch zu radiären Lamellen vereinigt sind, so lassen sie doch deutlich eine Centrirung gegen die Linsenachse erkennen; es gilt in dieser Beziehung von ihnen dasselbe, wie von den Centralfasern aller anderen Wirbelthiere.

Die Centralfasermasse liegt bei Embryonen, bei welchen die Linse schon ganz die Form des entwickelten Organs besitzt, der Vorderfläche näher als der Hinterfläche. Ihr Durchmesser dürfte beim Schwein etwa 1,2 mm betragen, also größer sein als bei der Ente und dem Huhn.

Die Übergangszone ist außerordentlich breit. Wenn es auch nicht möglich ist, dieselbe nach innen oder nach außen scharf abzugrenzen, so glaube ich doch nicht weit fehl zu gehen, wenn ich den Äquatorialdurchmesser der gesammten, aus den Central- und Übergangsfasern bestehenden Masse beim Schwein auf ungefähr 2,5 mm schätze. Die in Bildung begriffenen Radiärlamellen sind zunächst noch ganz unregelmäßig und machen auf Äquatorialschnitten den Eindruck, als ob sie vielfach durch einander geschoben wären. Man trifft in dieser Zone Theilungen und Intercalationen in auffallend großer Zahl; aber auch Verschmelzungen von Lamellen kommen nicht selten vor. Die Faserquerschnitte werden allmählich regelmäßiger und erscheinen im Allgemeinen kleiner als in der Centralfasermasse. Aber auch jetzt kommen ab und zu noch rundliche Faserquerschnitte von auffallender Größe zwischen den kleinen polygonalen Feldern vor. Kerne oder Kernreste habe ich schon bei älteren Embryonen in den Übergangsfasern nicht mehr finden können.

So groß die Masse der Central- und Übergangsfasern in der Säugethierlinse ist, so wird sie doch von jener der Haupt- oder Grundfasern weit übertroffen. Ich gebe zunächst wieder eine Übersicht über die Zahl der Radiärlamellen bei den untersuchten Arten:

Equus caballus . . . . . ca. 4300

Sus scrofa domest. *a* 2503
» » » *b* 2722
Cervus capreolus 3387
Rupicapra rupicapra 3320
Ovis aries 3105
Bos taurus . . . . ca. 3950

Lepus timidus *a* 2816
» » *b* 3061
Lepus cuniculus
3 Tage alt 1706
erwachsen *a* 2444
erw. *b* links 2551, rechts 2569
Cavia cobaya
links 1131, rechts 1123
Mus rattus 1273
Mus musculus 646
Sciurus vulgaris *a* 1332
» » *b* 1286

Canis familiaris
jung, 1372 g schwer . . . 2236
erwachsen, kleine Rasse
(5220 g schwer) 2915

Canis familiaris
erwachsen, kleine Rasse
(5920 g schwer) 2894
erwachsen, mittelgr. Rasse
(9500 g schwer) 3190
erwachsen, große Rasse
(20200 g schwer). . . . 3330
Canis vulpes 3168
Mustela martes . . . . . ca. 2070
Felis domestica
jung (41 cm lang von der Schnauze bis z. Schwanzwurzel) 3209
erwachsen *a* 3623
erw. *b* links 3411, rechts 3411
erw. *c* 3531

Macacus rhesus, jung *a* . . 1739
» » » *b* . . 1784
Inuus erythraeus, jung . . . 1740
Cynocephalus babuin (8 kg schwer) 1578
Homo, 3 Monate alt 1474
erwachsen *a* 2258
» *b* 2111

Mit Ausnahme der Gemse habe ich überall die Radiärlamellen im ganzen Umkreise der Linsen gezählt. Bei der Gemse war dies nicht durchführbar; ich konnte sie hier nur im halben Umkreise sicher zählen und habe daher das Doppelte der gefundenen Zahl als Gesammtzahl der Radiärlamellen angesetzt. Auch beim Marder war die Zählung nicht ganz sicher; die Linse war beim Einbetten im Bereiche des hinteren Linsensterns geborsten. Groß war aber der Fehler der Zählung gewiss nicht. Von allen anderen Zählungen darf ich sagen, dass sie vollkommen sicher und verlässlich sind.

Ich habe, um mich davon zu überzeugen, in mehreren Fällen die Radiärlamellen einer Linse zwei und dreimal gezählt und dabei nur ganz geringfügige Differenzen bekommen. Wie gering diese Differenzen waren, wie genau also die Zählungen sind, mag aus folgenden Beispielen hervorgehen. An der Linse eines Meerschweinchens habe ich einmal 1123, ein zweites Mal 1122 Lamellen gezählt; an der anderen Linse desselben Thieres das eine Mal 1131, das andere Mal 1128. An der Linse eines dreimonatlichen Kindes habe ich bei einer Zählung 1474, bei einer zweiten 1477 Lamellen gezählt; an der Linse eines Erwachsenen fand ich das erste Mal 2246, das zweite Mal 2258 Lamellen. Nach diesen Beispielen kann die Genauigkeit der anderen Zählungen beurtheilt werden. Ich hebe dies desshalb hervor, weil ich die hier und in den früheren Kapiteln mitgetheilten Zahlen später verwerthen werde, um allgemeine Schlüsse daraus zu ziehen, und weil es mir von Wichtigkeit erscheint, die Verlässlichkeit der thatsächlichen Grundlagen zu zeigen, auf welche sich diese Schlüsse aufbauen.

Aus der obigen Zusammenstellung geht vor Allem hervor, dass die Zahl der Radiärlamellen bei den Säugethieren im Allgemeinen eine sehr viel größere ist, als bei allen anderen Wirbelthieren. Sie ist nicht bloß sehr viel größer, als bei den Vögeln, Reptilien und Amphibien, sondern auch größer, als bei den Fischen, bei denen sie doch im Allgemeinen gleichfalls eine große ist. Worin der Grund dieser Erscheinung liegt, ist schwer zu sagen. Es ist immerhin wahrscheinlich, dass die absolute Größe der Linsen hierbei eine Rolle spielt; aber sicher spielt sie nicht die einzige, ja aller Wahrscheinlichkeit nach nicht einmal die wichtigste Rolle. Ich werde auf diesen Gegenstand in den allgemeinen Betrachtungen wieder zurückkommen.

Eine zweite Thatsache, die aus unserer Zusammenstellung hervorgeht, ist die, dass unter den Säugethieren die kleinsten Formen die kleinste, die größten die größte Zahl von Radiärlamellen besitzen. Die Maus besitzt 646, das Pferd ungefähr 4300, das Rind 3950 Lamellen. Man könnte dadurch versucht sein, wenigstens für die Säugethiere der absoluten Größe der Linse einen entscheidenden Einfluss auf die Zahl der Radiärlamellen zuzuschreiben. Indessen überzeugt man sich leicht, dass ein solcher Schluss nicht berechtigt wäre. Die Linse der Maus besitzt einen Umfang von 7,8, die des Pferdes einen solchen von 63,3 mm; legt man der Rechnung die Zahl der Radiärlamellen der Maus zu Grunde, so müsste das Pferd 5240 Lamellen besitzen; legt man derselben die Zahl der Radiär-

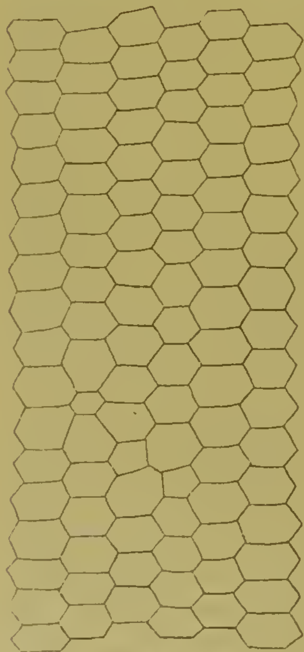
lamellen des Pferdes zu Grunde, so müsste die Lamellenzahl der Maus 530 betragen. Es bedarf übrigens gar nicht einer solchen Berechnung, um sich zu überzeugen, dass auch innerhalb der Säugethiere die absolute Größe der Linse keinen entscheidenden Einfluss auf die Zahl der Lamellen hat. Die Linse des Kaninchens hat ungefähr den gleichen Durchmesser, wie die der Katze, und doch ist die Zahl der Radiärlamellen dort um ein Drittel kleiner als hier; die Linse des Pavians ist ungefähr so groß, wie die des Menschen, und doch ist die Zahl der Lamellen dort um 500 bis 600 geringer, als hier. Wir können also sagen, dass auch innerhalb der Säugethiere die absolute Größe der Linse keinen entscheidenden Einfluss auf die Zahl der Radiärlamellen hat. Damit soll selbstverständlich derselben nicht jedweder Einfluss abgesprochen werden.

Dagegen dürfen wir sagen, dass innerhalb einer engbegrenzten Ordnung oder vielleicht Familie die größeren Formen, welche auch in der Regel größere Linsen besitzen, mehr Lamellen haben, als die kleineren. So sehen wir, dass unter den Wiederkäuern das Schaf und das Reh weniger Lamellen haben, als das Rind, dass unter den Nagern die Maus die kleinste Zahl aufweist, dass aber auch bei der Ratte, dem Meerschweinchen und dem Eichhörnchen die Lamellenzahl weit hinter jener des Kaninchens und des Hasen zurückbleibt, dass unter den Carnivoren der Marder viel weniger Lamellen besitzt, als die anderen untersuchten Arten und dass endlich unter den Primaten die Affen, die durchwegs kleineren Arten angehörten, eine viel geringere Lamellenzahl aufweisen, als der Mensch. Aber ganz uneingeschränkt gilt diese Regel auch für die einzelnen Ordnungen nicht: der Pavian hatte eine kleinere Lamellenzahl, als die viel kleineren Meerkatzen.

Ganz ausnahmslos finden wir, dass bei jungen Thieren die Zahl der Lamellen eine viel geringere ist, als bei alten. Schon früher habe ich erwähnt, dass ich bei einem Schweineembryo von 21 cm Länge 1580 Lamellen gezählt habe; beim erwachsenen Thier habe ich in einem Falle 2503, in einem zweiten 2722 gezählt; bei einem drei Tage alten Kaninchen zählte ich ungefähr 1706 Lamellen, bei erwachsenen Thieren dagegen 2444, beziehungsweise 2551 und 2569; bei einer jungen, 41 cm langen Katze fand ich 3209 Lamellen, bei alten erwachsenen Thieren 3411, beziehungsweise 3623; bei einem jungen, 1372 g schweren Hunde fand ich in der Linse 2236 Lamellen, eine Zahl, welche selbst hinter der erwachsener Exemplare der kleinsten untersuchten Rassen (2891 und 2915) weit zurückbleibt; endlich zählte ich in der Linse eines drei Monate alten Kindes 1474,

in zwei Linsen von Erwachsenen 2111, beziehungsweise 2258 Lamellen. Die Säugethiere unterscheiden sich hierin sehr auffallend von den Reptilien und Vögeln, bei welchen schon in ganz frühen Stadien die volle Zahl der Lamellen erreicht wird. Nur die Krokodile machen unter den Reptilien hierin eine Ausnahme; denn aus dem Bilde, das uns ein Äquatorialschnitt durch die Linse eines jungen Alligators bot, müssen wir schließen, dass hier im Laufe der Entwicklung die Zahl der Lamellen eine bedeutende Vermehrung erfährt. Nun wird bekanntlich gerade den Krokodilen eine besonders tiefe Stellung im System zugewiesen. Damit steht in Übereinstimmung, dass sich die Krokodile im Bau ihrer Linsen am meisten unter allen Reptilien an die Amphibien anschließen. Eben so finden wir, dass auch die Säugethierlinse im Verhalten ihrer Radiärlamellen, wie in ihrem feineren Bau überhaupt, sich viel inniger an die Linse der Amphibien, als an die der Sauropsiden anschließt.

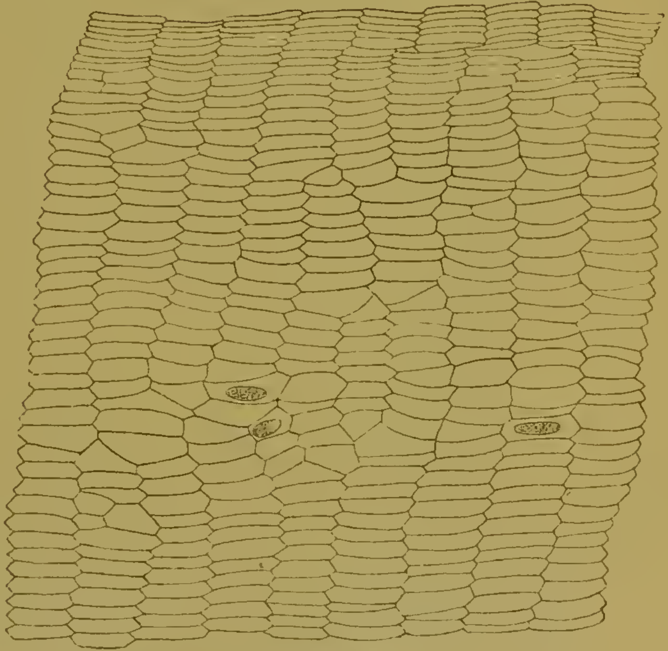
Die Vermehrung der Radiärlamellen kommt in der Säugethierlinse in derselben Weise zu Stande, wie sonst, wo eine solche angetroffen wird: erstens durch Theilung bereits bestehender und zweitens durch Intercalation neuer Lamellen. Daraus resultiren wieder die mannigfaltigsten Bilder. Aber auch Verschmelzungen zweier oder mehrerer Lamellen zu einer einzigen kommen nicht selten vor; freilich werden sie an Häufigkeit von den Theilungen und Intercalationen weitaus übertroffen.



Textfig. 108.
Gemse.

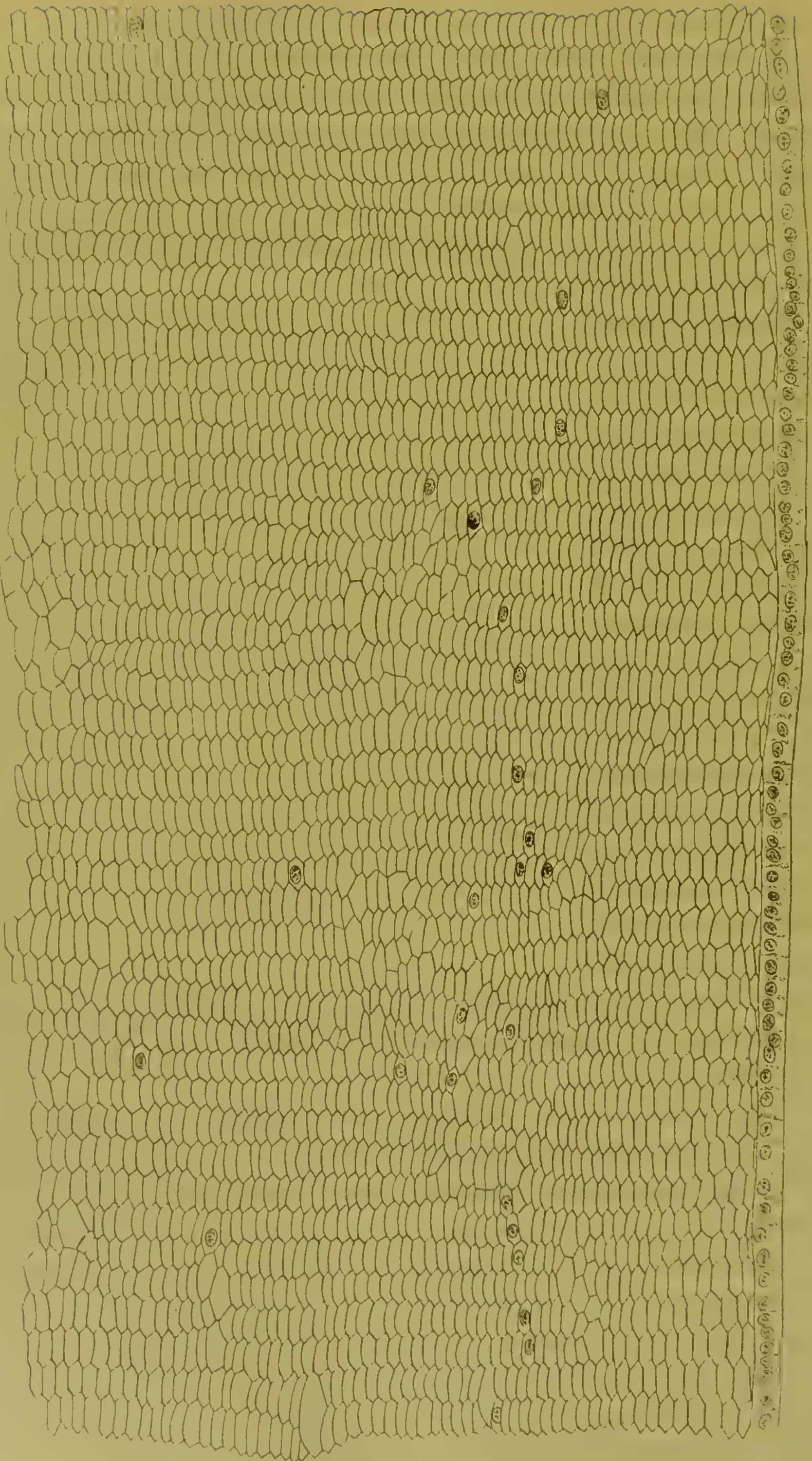
Die Bilder, welche die Radiärlamellen auf Aquatorialschnitten darbieten, erleiden aber auch abgesehen von den durch Theilungen, Intercalationen und Wiederverschmelzungen bedingten Eigenthümlichkeiten die mannigfachsten Komplikationen. Es kann vorkommen, dass eine Faser sehr viel schmäler ist, als die übrigen Fasern derselben Radiärlamelle, wie ein solcher Fall von der Gemse (Textfig. 108) abgebildet ist; umgekehrt kann eine Faser die doppelte oder selbst dreifache Breite einer gewöhnlichen Faser besitzen und sich also über zwei oder drei Lamellen erstrecken. Dadurch kommt aber eben so wenig, wie bei den niederen

Wirbelthieren, eine Verschmelzung der betreffenden Lamellen zu Stande. Zuweilen kommt es vor, dass sich zwischen zwei Lamellen von gewöhnlichem Aussehen plötzlich, durch Intercalation, eine neue einschiebt, dass aber diese intercalirte Lamelle nur aus einigen wenigen Fasern besteht, so dass sich alsbald wieder die beiden Lamellen, die sie von einander trennte, an einander legen. Ein Fall dieser Art ist vom Pferde (Textfig. 109) abgebildet. Nicht selten kommen aber noch viel tiefer greifende Störungen vor; ein oder mehrere Lamellen können in ihrem Zuge von innen nach außen geradezu unterbrochen sein, indem die Fasern die regelmäßige Anordnung vollständig aufgeben und sich ganz bunt und ohne jede erkennbare Ordnung durch einander schieben, bis sich endlich weiter nach außen die Ordnung wieder herstellt. Ein solcher Fall ist in Textfig. 110 von der Katze wiedergegeben. Manchmal sehen die Lamellen auf dem Schnitte wie durch einander geflochten aus.

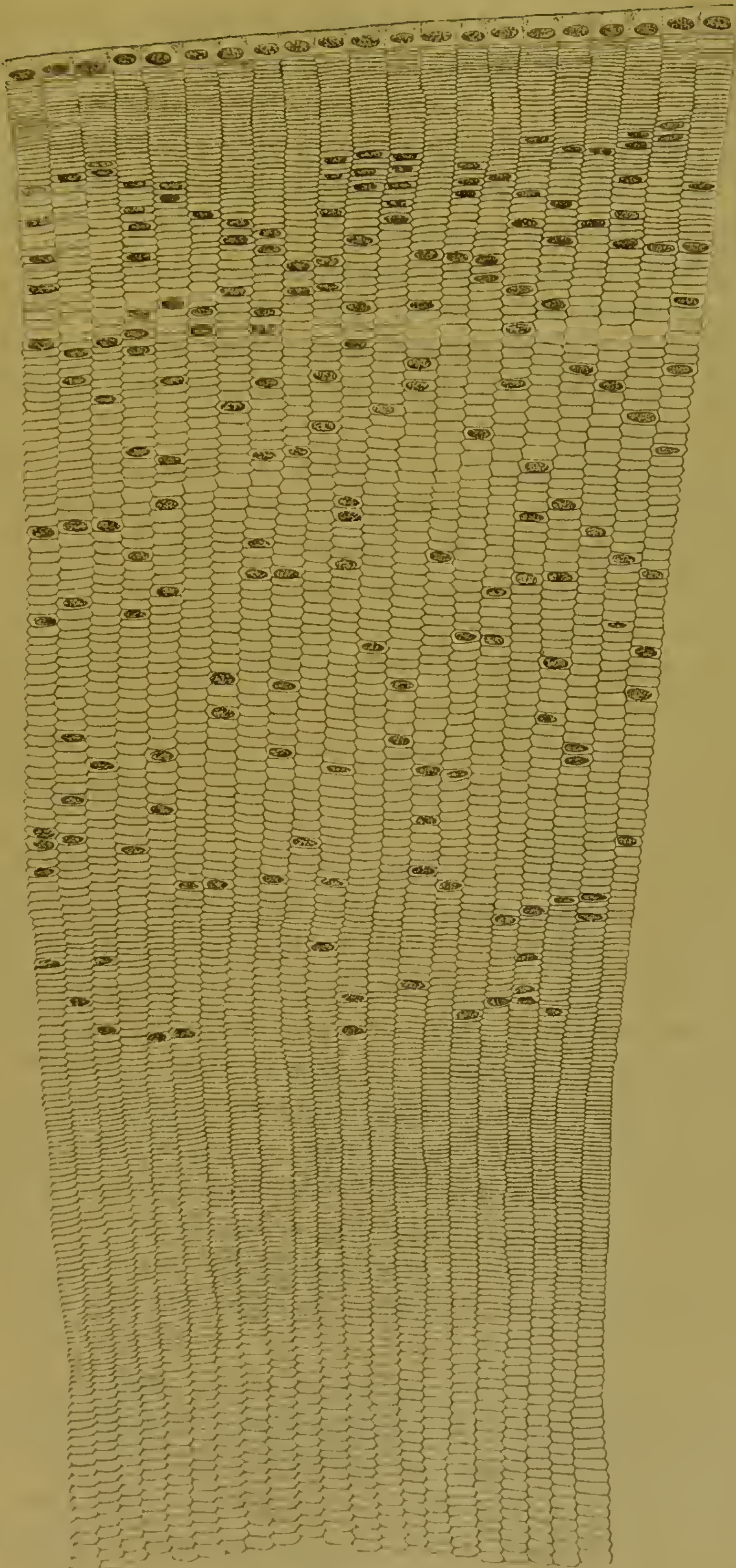


Textfig. 109.
Pferd.

Übrigens kommen Störungen im Verlauf der Radiärlamellen keineswegs in allen Linsen gleich häufig vor; es bestehen in dieser Beziehung Unterschiede zwischen den einzelnen Ordnungen und selbst zwischen den einzelnen Arten. Es giebt Linsen, die auf Äquatorialschnitten fast eben so regelmäßig aussehen, wie die Vogel- oder Saurierlinsen. Namentlich zeichnen sich hierin die Linsen der kleineren Nager, des Meerschweinchens, des Eichhörnchens, der Ratte und der Maus, aus. Die Textfig. 111 führt uns ein Stück eines Äquatorialschnittes durch eine Eichhörnchenlinse vor Augen, das in Beziehung auf die Regelmäßigkeit des Verlaufes der Lamellen und die Anordnung der Fasern jeden Vergleich mit einer Vogel- oder Ei-



Textfig. 110.
Katze.



Textfig. 111.
Eichhörnchen.

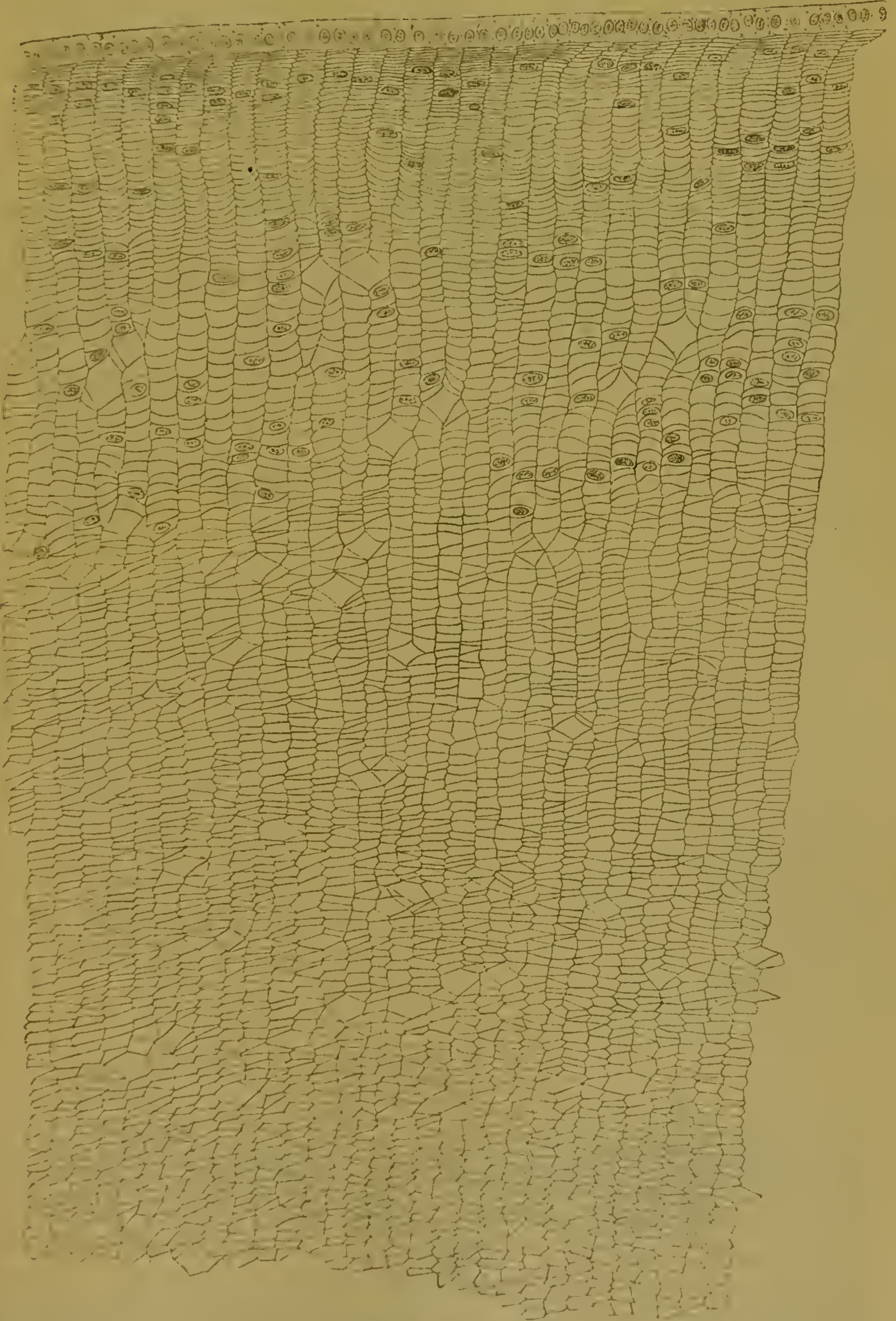
dechsenlinse aushält. Bei den größeren Nagern, dem Hasen und dem Kaninchen, sind Störungen etwas häufiger, kommen aber auch noch selten genug vor. Jedoch muss ich erwähnen, dass ich an einer der untersuchten Kaninchenlinsen eine ganz merkwürdige Verwerfung der Lamellen beobachtet habe, durch welche eine Strecke weit jedwede Ordnung aufgehoben war; ein Fehler bei der Konservirung konnte mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Das Bild war um so eigenthümlicher, als die Verwerfung der Lamellen nur auf eine bestimmte, übrigens ziemlich ausgedehnte Strecke der Peripherie beschränkt war und im Übrigen die Lamellen ein ungemein regelmäßiges Aussehen boten.

Etwas häufiger, als bei den Nagern, kommen Unregelmäßigkeiten bei den Wiederkäuern vor, ohne dass ich aber auffallendere Unterschiede in Beziehung auf die Häufigkeit derselben bei den verschiedenen Arten wahrzunehmen vermochte. Auch beim Schwein fehlen solche Unregelmäßigkeiten nicht. Viel größer aber, als hier und bei den Wiederkäuern, sind sie beim Pferde; sie sind hier von der mannigfachsten Art und man trifft die verschiedenartigsten Bilder dicht neben einander (vgl. Textfig. 109); merkwürdig ist dabei, dass zwischen solchen gestörten Strecken Stellen von der größten Regelmäßigkeit vorkommen.

Unter den Carnivoren finden sich sehr auffallende Differenzen je nach den einzelnen Arten. Beim Marder und Fuchs herrscht in der Anordnung und dem Verlauf der Radiärlamellen ein hoher Grad von Regelmäßigkeit, eine Regelmäßigkeit, die selbst von den Nagern kaum übertroffen wird. Bei der Katze dagegen kommen Störungen sehr häufig vor (vgl. Textfig. 110) und an manchen Stellen kann der Verlauf der Lamellen geradezu unterbrochen sein. Noch viel häufiger sind aber die Störungen beim Hunde; gestörte und ungestörte Lamellen dürften hier ungefähr in gleicher Zahl vorhanden sein. Dabei spielen Alter, Größe und Rasse gar keine Rolle; die Unregelmäßigkeiten sind vielmehr gleich groß und gleich häufig bei jungen, wie bei alten Thieren, bei Vertretern kleiner, wie bei solchen großer Rassen.

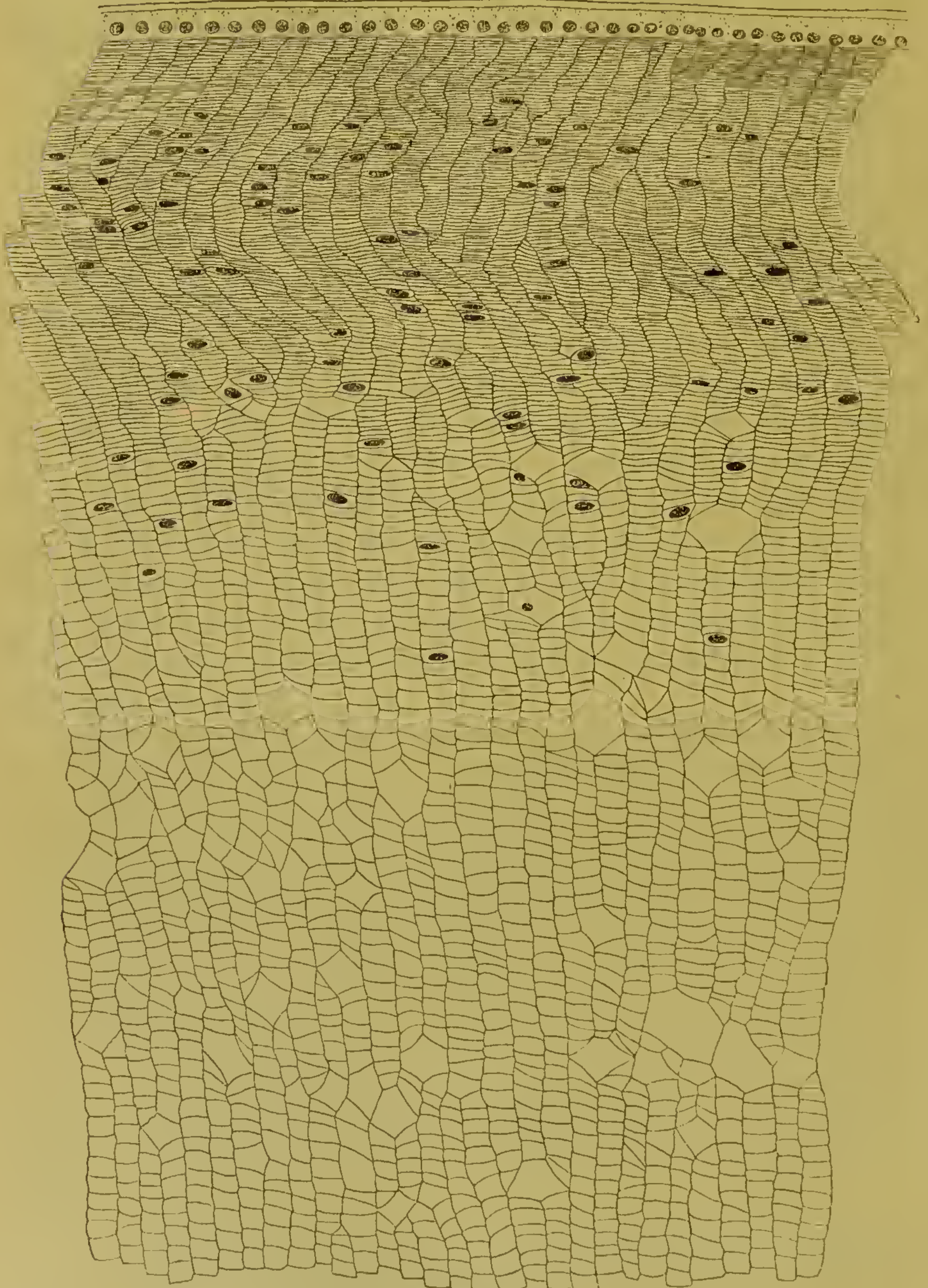
Alles aber, was an Unregelmäßigkeit des Verlaufes der Lamellen und an Mannigfaltigkeit der Faserquerschnitte von den Säugethierlinsen geboten wird, wird von den Linsen der Primaten, der Affen und des Menschen, bei Weitem übertroffen. Die Bilder, welche Äquatorialschnitte hier gewähren, machen jede Detailbeschreibung illusorisch; ein Blick auf die Textfiguren 112, 113 und 114 genügt, um

sich davon zu überzeugen. Auch hier scheint das Alter keine oder wenigstens keine nennenswerthe Rolle zu spielen.



Textfig. 112.
Inuus.

Auffallend ist, dass die oberflächlichsten, also jüngsten Fasern, noch die meiste Regelmäßigkeit in Form und Anordnung zeigen, dass

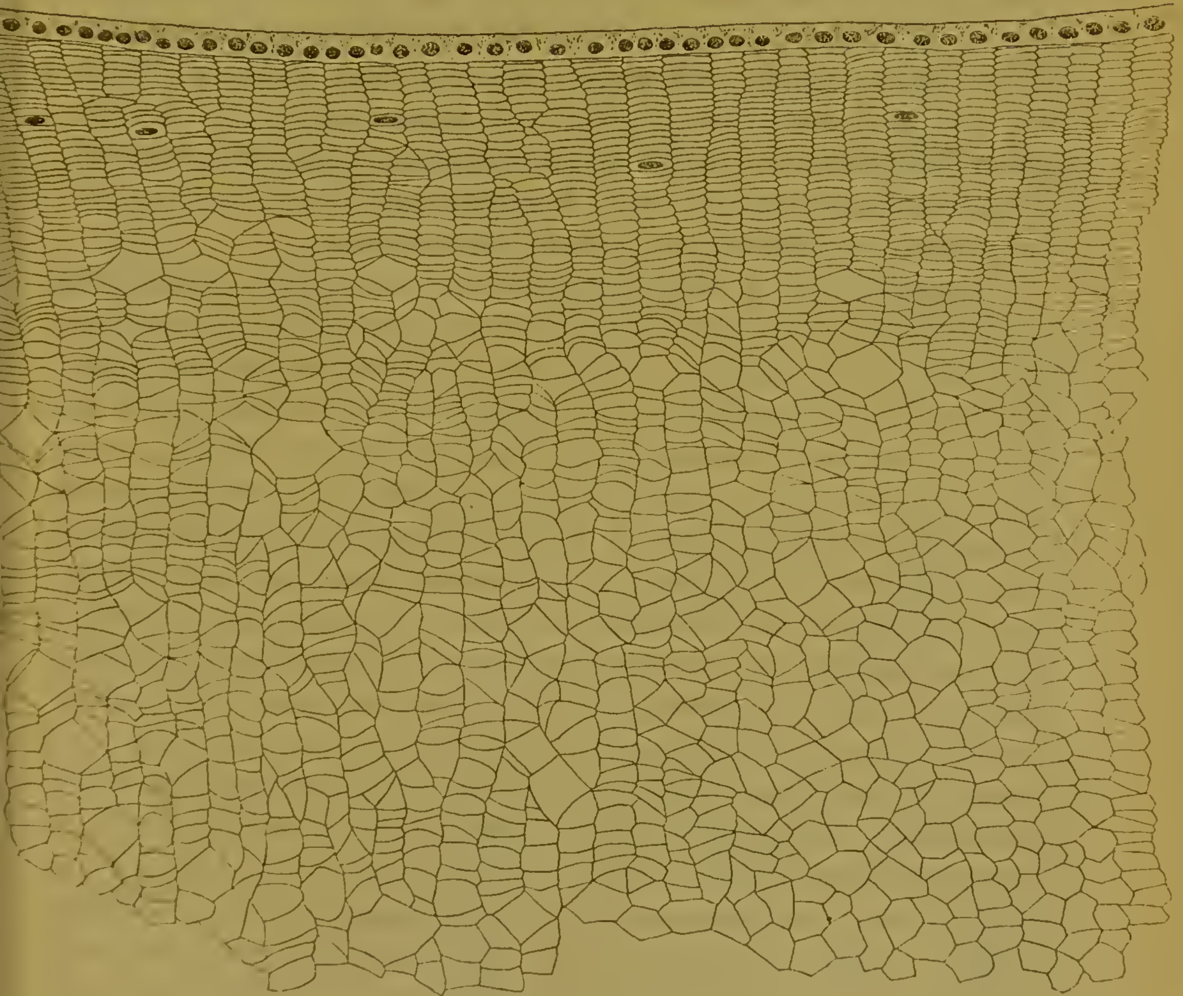


Textfig. 113.
Mensch (dreimonatliches Kind).

aber schon in geringer Tiefe die Unregelmäßigkeiten ihren Anfang nehmen. — Von den untersuchten Affen besitzt der Pavian etwas

regelmäßigere Lamellen, als die beiden anderen Arten, aber auch bei ihm sind die Störungen ungleich häufiger, als bei allen übrigen Säugethieren.

Wir werden gewiss nicht fehl gehen, wenn wir die Mannigfaltigkeit der Faserquerschnitte und die damit einhergehende Unregelmäßigkeit der Lamellen als Ausdruck einer ganz außerordent-



Textfig. 114.
Mensch (erwachsen).

lichen Plasticität der Fasern und also auch als Ausdruck einer ganz außerordentlichen Elasticität und Schmiegsamkeit der ganzen Linse ansehen. Im Vergleich mit der Linse der Primaten muss uns die der übrigen Säugethiere als eine relativ starre Masse erscheinen, die einem auf sie einwirkenden Zug oder Druck nur verhältnismäßig träge folgt. Wie lebhaft dagegen die Primatenlinse auf die Kräfte, welche ihre Form zu verändern vermögen, reagirt, lehrt uns schon

die Thatsache, dass der Zug der Zonulafasern genügt, um am Äquator meridional verlaufende Leisten emporzuheben.

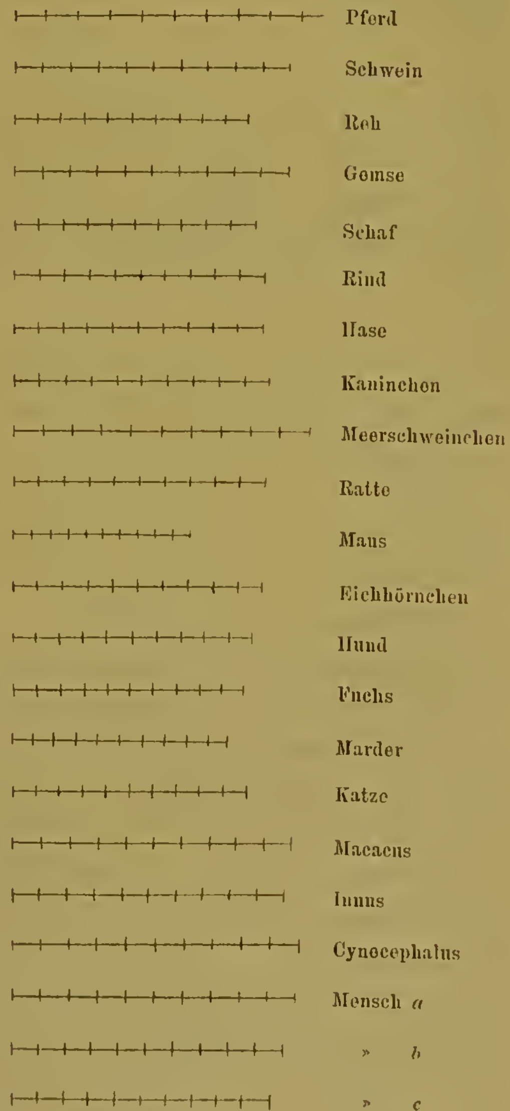
Je elastischer und schmiegsamer aber eine Linse ist, um so mehr wird sie den Anforderungen der Accommodation zu entsprechen vermögen. So berechtigen uns schon die anatomischen Thatsachen allein zu dem Schlusse, dass die Accommodation bei den Primaten eine sehr viel vollkommenere sein werde, als bei den übrigen Säugethieren. Und dieser Schluss wird durch die Erfahrungen der neueren Zeit vollauf bestätigt. Allerdings weiß man noch nicht mit Sicherheit, wie sich die Schnelligkeit der Accommodation bei den einzelnen Ordnungen und Arten verhält, dagegen weiß man, dass die Accommodationsbreite beim Menschen und den Affen eine sehr viel größere ist, als bei den übrigen Säugethieren.

Namentlich ist in dieser Hinsicht eine vor Kurzem erschienene Arbeit von Hess und Heine[1] von Interesse. Ich hebe aus derselben nur jene Resultate heraus, welche die beiden Beobachter bei lokaler Reizung des Ciliarmuskels, d. h. durch Anlegen der Elektroden an mehr oder weniger bei einander liegende Stellen der Sklera erzielt haben; sie konnten auf diese Weise eine stärkere Kontraktion des Ciliarmuskels auslösen, als es durch Reizung vom Ganglion ciliare aus möglich war. Hess und Heine fanden nun, dass beim Kaninchen ein Einfluss der lokalen Reizung auf die Refraktion überhaupt nicht nachweisbar war, dass dagegen bei der Katze die Refraktionszunahme 1—2,5, beim Hunde 2,5—3,5 Dioptrien betrug. Die beiden Autoren fassen ihre Ergebnisse in die Worte zusammen: »Die vorstehend mitgetheilten Erfahrungen haben somit übereinstimmend die merkwürdige Thatsache ergeben, dass unsere gebräuchlichen Versuchsthiere, Hunde, Katzen und Kaninchen (auch in der Jugend) im Vergleich zum Menschen nur eine ganz rudimentäre Accommodation besitzen.« Hess und Heine haben ihre Untersuchungen aber auch auf die Affen ausgedehnt und die Accommodationsbreite bei zwei Exemplaren von Macacus rhesus geprüft. Sie fanden hier eine Refraktionszunahme von 10—12 Dioptrien, also eine Accommodationsbreite, die der des Menschen nahe kommt. — Ich kann mir keine größere Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der funktionellen

[1] C. Hess u. L. Heine, Arbeiten aus dem Gebiete der Accommodationslehre. IV. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der Accommodation auf den intraocularen Druck, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Accommodation bei Säugethieren. Archiv für Ophthalmologie. 44. Jahrg. Bd. LVI. 1898.

Prüfung und jenen der anatomischen Untersuchung der Linse denken, wie sie hier vorliegt.

Die Thatsache, dass die Accommodationsbreite der Primaten eine so sehr viel größere ist, als die der übrigen Säugethiere, dürfen wir wohl damit in causalen Zusammenhang bringen, dass die Primaten in Folge der viel freieren Beweglichkeit der oberen Extremitäten und der viel größeren Mannigfaltigkeit der ausführbaren Bewegungen im Stande sind, die Gegenstände beliebig nahe ans Auge zu bringen und sie viel genauer zu betrachten, als es irgend einem anderen Säugethiere möglich ist. —



Textfig. 115.

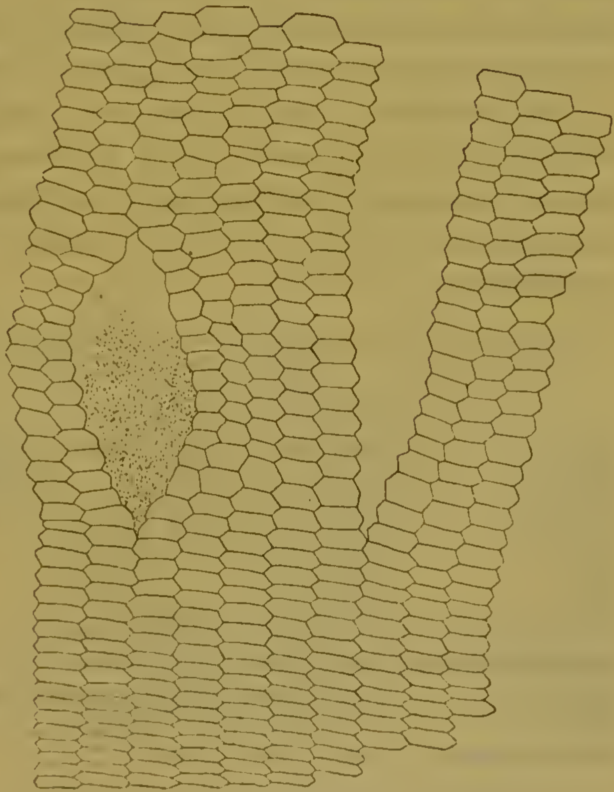
Es erübrigt noch, einige Worte über die Breite und Dicke der Fasern zu sagen. Ich habe in beistehender Figur (Textfig. 115) die Faserbreiten der untersuchten Arten bei 250facher Vergrößerung aufgetragen; um die Unterschiede deutlicher hervortreten zu lassen, sind jedes Mal zehn Faserbreiten gezeichnet. Ein Vergleich mit den früher mitgetheilten Skizzen lehrt, dass die Faserbreite bei den Säugethieren im Allgemeinen eine viel geringere ist, als bei den Vögeln und Reptilien. Nur die Faserbreite der Nachtraubvögel, des jungen Alligators und der Riesenschlangen ist eine ähnliche, wie sie bei der Mehrzahl der Säugethiere gefunden wird. Wenn wir von der Maus absehen, welche auffallend schmale Fasern besitzt, so dürfen wir sagen, dass der Unterschied zwischen den einzelnen Arten ein sehr geringer ist. Er würde, wenn ich, wie bei den Vögeln und Reptilien, immer nur drei Faserbreiten aufgetragen hätte, kaum deutlich zum Ausdrucke gekommen sein. Auch möchte ich, obwohl wir

beim Pferde die breitesten, bei der Maus die schmalsten Fasern finden, doch sagen, dass im Ganzen und Großen die Körpergröße eines Thieres keinen nennenswerthen Einfluss auf die Faserbreite hat: das Schaf hat fast eben so breite Fasern, wie das Rind, das Eichhörnchen fast eben so breite wie das Kaninchen, die untersuchten Affen fast eben so breite, wie der Mensch. Es ist natürlich von Wichtigkeit, die Fasern stets an korrespondirenden Stellen zu messen; ich habe die Messung in allen Fällen unmittelbar vor der Epithelgrenze, und zwar in geringer Entfernung von der Oberfläche vorgenommen. Übrigens erhält man auch bei einer und derselben Linse, wenn man an verschiedenen Stellen der Peripherie misst, nicht immer genau die gleichen Resultate; groß sind aber die Unterschiede nicht. Auch habe ich nicht immer bei allen Individuen der gleichen Art genau dieselben Maße gefunden; aber auch in dieser Beziehung waren die Unterschiede nicht groß und ich glaube daher von einer genaueren Beschreibung derselben absehen zu dürfen.

Was die Dicke der Fasern betrifft, so geht schon aus dem früher über die Art der Umbildung der Epithelzellen zu den Linsenfasern Gesagten hervor, dass man in Bezug auf die jüngsten Fasern verschiedene Resultate bekommen muss, je nachdem man die Äquatorialschnitte genau durch die Epithelgrenze oder aber in einiger Entfernung vor oder hinter derselben durch die Linse legt. Die jüngsten Linsenfasern sind eben, wie aus den auf Taf. IV abgebildeten Meridionalschnitten hervorgeht, vorn in eine feine Spitze ausgezogen, während sie hinten verbreitert sind und mehr oder weniger kolbenförmig enden. Darauf folgen Fasern, deren beide Enden kolbenförmig verdickt sind, und endlich solche, die vorn und hinten gleich dick oder vielleicht sogar dünner, als in der Mitte sind. Fertigt man daher Aquatorialschnitte durch die Epithelgrenze oder unmittelbar vor derselben an, so trifft man dicht unter der Oberfläche außerordentlich dünne Fasern; ihre Dicke nimmt aber alsbald zu. An Äquatorialschnitten, welche hinter der Epithelgrenze oder etwas weiter vor derselben durch die Linse gelegt sind, erscheinen die äußersten Fasern sehr dick, dicker als die, welche in größerer Tiefe folgen.

Die Faserbreite muss natürlich im Allgemeinen, wie bei den anderen Wirbelthieren, von innen nach außen zunehmen. Die Zunahme ist aber nicht so groß, wie bei jenen Formen, bei welchen, wie bei den Sauriern und Vögeln, eine Vermehrung der Lamellen überhaupt nicht oder nur in ganz beschränktem Maße erfolgt. Bei

einem Schweineembryo von 21 cm Länge betrug die Faserbreite auf einem Äquatorialschnitte durch die Epithelgrenze unmittelbar unter der Oberfläche 0,0078 mm, beim erwachsenen Thier an der korrespondirenden Stelle 0,0104 mm. Aber auch die Dicke der Fasern scheint von innen nach außen zuzunehmen. Ich fand sie bei dem erwähnten Schweineembryo in geringer Entfernung von der Oberfläche 0,0038, beim erwachsenen Thier 0,0057 mm. Übrigens ist es sehr schwer, darüber zu einem ganz sicheren Urtheile zu gelangen. Die Dicke der Fasern scheint eben nicht überall und vielleicht auch nicht in allen Formzuständen der Linse die gleiche zu sein; das Stück eines Äquatorialschnittes durch eine Eichhörnchenlinse, welches in Textfig. 111 abgebildet ist, kann als Beleg dafür dienen. Der Schnitt geht durch die meridionalen Reihen, wie daraus zu entnehmen ist, dass die Zahl der Lamellen der Zahl der Epithelzellen genau entspricht; dicht unter dem Epithel liegen sehr dünne Fasern, dann nimmt die Dicke rasch zu, um aber in größerer Tiefe wieder abzunehmen. Wie solche Eigenthümlichkeiten zu erklären sind, kann ich nicht bestimmt sagen.



Textfig. 116.
Schwein.

Gerade so, wie bei allen niederen Wirbelthieren, kommt es auch bei den Säugethieren häufig vor, dass die Radiärlamellen bei der Fixirung aus einander weichen und dass sich dadurch radiäre Spalten bilden, die mehr oder weniger tief ins Innere der Linse eindringen. Solche Spalten sind wohl zu unterscheiden von anderen, die gewiss von der Art der Fixirung unabhängig sind und wohl schon im Leben existirt haben müssen. Es sind das Spalten von linsenförmiger oder ovaler Gestalt, die entweder von einer fast ganz homogenen Masse

erfüllt sind oder in welchen man ein gröberes, körniges oder flockiges Gerinnsel findet. Die Radiärlamellen, welche die Wände dieser Spalten bilden, erscheinen mehr oder weniger stark komprimirt und ihre Fasern in ihrer Form verändert; häufig färben sich die betreffenden Lamellen stärker, als unter normalen Verhältnissen. In größter Menge habe ich diese Bildungen in der Linse des Schweines und des Marders gefunden; außerdem auch bei der Gemse, dem Schaf und dem Rind; endlich ist mir eine ähnliche Bildung einmal bei einem Hunde begegnet. Bei den Nagern und Primaten habe ich sie stets vermisst. Vom Schwein ist eine solche Bildung in Textfig. 30 abgebildet. Was für eine Bedeutung diesen Spalten und ihren Einschlüssen zukommt, ist ohne speciell darauf gerichtete Untersuchung nicht zu entscheiden; ich möchte sie für pathologische Bildungen halten und die Annahme nicht unbedingt von der Hand weisen, dass die körnigen Massen, welche die Spalten erfüllen, parasitärer Natur sind.

In Beziehung auf die Kapsel kann ich mich kurz fassen. Dieselbe ist wieder vorn dicker als hinten, zeigt aber in den einzelnen Ordnungen und Arten sehr auffallende und zum Theil merkwürdige Unterschiede. Ich stelle zunächst die Messungsergebnisse zusammen:

	Dicke der Kapsel						
	vorn	Äquator	hinten		vorn	Äquator	hinten
Pferd	0,047	0,015	0,005	Hund, kleine Rasse	0,027	0,0065	0,0025
Schwein	0,017	0,008	0,004	» mittelgr. »	0,012	0,0075	0,0015(?)
Reh	0,027	0,012	0,0025	» große »	0,014	0,01	0,0015
Gemse	0,022	0,007	0,006	Fuchs	0,032	0,012	
Schaf	0,018	0,006	0,003	Marder	0,008	0,004	
Rind	0,032	0,007		Katze I	0,017	0,0045	0,003
Hase	0,016	0,003	0,0025	» II	0,023	0,0065	
Kaninchen	0,005	0,004	0,002	Macacus	0,006	0,003	0,002
Meerschweinchen	0,004	0,003	0,0015	Inuus	0,006	0,003	0,003(?)
Ratte	0,004	0,0035	kaum messbar	Cynocephalus	0,0075	0,0045	0,0035
Maus		0,003		Mensch	0,0065	0,008	0,002
Eichhörnchen	0,011	0,0041	0,002				

Ich habe die Kapsel keineswegs in allen Fällen genau am vorderen Linsenpol am dicksten gefunden; beim Pferd, dem Reh, der Gemse, dem Fuchs u. A. war sie in einiger Entfernung vom vorderen Pol dicker, als am Pol selbst; aber ich bin nicht ganz sicher, ob diese Differenz nicht vielleicht auf Rechnung des Umstandes zu setzen war, dass die Fasern im Bereiche des vorderen Linsensterns etwas aus einander gewichen waren, wodurch natürlich die Kapsel etwas gedehnt worden sein müsste.

Die Dicke der Kapsel nimmt im Allgemeinen in demselben Maße ab, als die Dicke des Epithels zunimmt; sie ist daher am Äquator geringer, als am vorderen Linsenpol. — Die Primaten zeigen auch in Beziehung auf die Linsenkapsel einen sehr auffallenden Unterschied gegenüber allen anderen Säugethieren. Wenngleich dieselbe auch hier am hinteren Linsenpol stets dünner ist, als am vorderen, so ist sie es doch nicht in der ganzen Ausdehnung der hinteren Fläche. Vielmehr nimmt ihre Dicke bei allen untersuchten Formen hinter dem Äquator wieder zu. Sie erreicht hier bei Cynocephalus einen Durchmesser von 0,007 mm, bei Inuus und dem Menschen einen solchen von 0,012 mm und beim Macacus sogar einen solchen von 0,024 mm, ist also an dieser Stelle viermal so groß, als am vorderen Linsenpol. Wir dürfen also sagen, dass bei den Primaten die Kapsel vom vorderen Linsenpol gegen den Äquator allmählich an Dicke abnimmt, dass sie dann hinter dem Äquator wieder zunimmt, um schließlich wieder dünner zu werden und am hinteren Linsenpol den geringsten Durchmesser zu erreichen. Die Stelle, wo die Kapsel am dicksten ist, hat bei den verschiedenen Arten nicht die gleiche Ausdehnung; sie entspricht jener Region der hinteren Fläche, wo wir an der Innuslinse eine seichte Furche wahrgenommen haben (vgl. Textfig. 102).

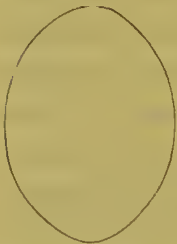
Sehr auffallend sind die individuellen Verschiedenheiten, denen man zuweilen in Beziehung auf die Dicke der Kapsel begegnet. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die obige Tabelle und mache nur darauf aufmerksam, dass bei dem Hunde der kleinsten Rasse die Kapsel sehr viel dicker war, als bei den Hunden größerer Rassen.

In den meisten Fällen erschien die Kapsel vollkommen homogen und ohne Andeutung einer Schichtung; in einzelnen Fällen aber war sie sehr deutlich und überaus regelmäßig geschichtet, am schönsten und regelmäßigsten beim Pferd und Fuchs, also bei Formen, welche sich durch eine ganz besonders dicke Kapsel auszeichnen. Beim Fuchs zählte ich in einiger Entfernung vom vorderen Linsenpol, wo die Kapsel dicker war, als am Pol selbst, etwa 26, beim Pferd 22 bis 24 Schichten. Die äußerste Schicht war bei der letztgenannten Art etwas dicker und, wie es schien, auch etwas dichter als die übrigen. Ich zweifle nicht, dass es bei geeigneter Behandlung und eigens darauf gerichteter Aufmerksamkeit gelingen wird, auch in der Kapsel anderer Arten, ja vielleicht überall, eine Schichtung nachzuweisen.

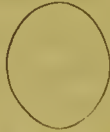
Ein Theil der geschilderten Eigenthümlichkeiten ist auf den Figuren der Taf. IV zu sehen.

Anhang A. Die Linse der Fledermäuse.

Von der bisherigen Darstellung wurde die Linse der Fledermäuse desshalb ausgeschlossen, weil sie sich in ihrem feineren Bau sehr wesentlich von der Linse der übrigen Säugethiere unterscheidet. Aber auch ihr makroskopisches Verhalten bietet manche Eigenthümlichkeit. — Die untenstehenden Textfig. 117—119 zeigen uns die Linsen der drei untersuchten Arten bei 20-facher Vergrößerung, also bei einer Vergrößerung, die fünfmal so bedeutend ist, als jene, bei welcher die Linsen der übrigen Säugethiere gezeichnet waren.



Textfig. 117.



Textfig. 118.



Textfig. 119.

117. Frühfliegende Fledermaus (Vesperugo noctula). 118. Zwergfledermaus (Vesperugo pipistrellus). 119. Kleine Hufeisennase (Rhinolophus hipposideros).

Die Linsen sind entweder, wie bei Vesperugo noctula und Vesperugo pipistrellus, auf beiden Flächen ungefähr gleich stark gewölbt oder, wie bei Rhinolophus, vorn stärker als hinten. Die durch den Äquator gelegte Ebene schneidet daher die Achse entweder ungefähr in der Mitte oder aber hinter derselben. Äquatorialdurchmesser, Achse und Index verhielten sich folgendermaßen:

	Äquat.-Durchm.	Achse	Index
Frühfliegende Fledermaus (Vesperugo noctula) .	1,43	1,03	1,38
Zwergfledermaus (Vesperugo pipistrellus)	0,74	0,60	1,23
Kleine Hufeisennase (Rhinolophus hipposideros) .	0,68	0,49	1,38

Die Linsen sind also sehr viel kleiner, als die Linsen der kleinsten bisher untersuchten Form, der Maus; es gilt dies nicht bloß für die beiden kleinen, sondern auch für die große Art, welche bekanntlich zu den größten einheimischen Fledermäusen gehört und deren Körpergröße jene der Maus sicher nicht unbedeutend übertrifft. Die Linsen der Fledermäuse sind also im Verhältnisse zur Körpergröße eher klein als groß zu nennen. Es ist dies um so merkwürdiger, als die Fledermäuse Nacht- oder wenigstens Dämmerungsthiere sind und als wir nach unseren bisherigen Erfahrungen bei ihnen gerade

sehr große Linsen hätten erwarten sollen. Die Linsen der Fledermäuse sind aber nicht bloß relativ kleiner, als die der Mäuse und Ratten, sondern, wie mir scheint, auch relativ kleiner als die der meisten Tagthiere. Aber nicht die Linsen allein sind kleiner, sondern auch die ganzen Augen. Jedenfalls sind diese bei Weitem nicht so groß, wie wir sie sonst bei nächtlichen Thieren finden. Ein tüchtiger Fledermauskenner hat, bevor ich daran ging die Augen der Fledermäuse zu untersuchen, mir gegenüber die Ansicht ausgesprochen, dass Augen und Ohren dieser Thiere in einem gewissen kompensatorischen Verhältnis zu stehen scheinen, dass also jene Formen, welche große Ohren besitzen, kleine Augen haben und umgekehrt jene mit kleinen Ohren große Augen. Ich habe daher bei der Untersuchung darauf geachtet, kann mich aber dieser Ansicht nicht anschließen. Außer den drei genannten Arten habe ich noch eine Ohrenfledermaus (Plecotus auritus) untersucht, die sich, wie schon der Name sagt, durch sehr große Ohren auszeichnet; Brehm bemerkt, dass sie die »verhältnismäßig größten und längsten aller Ohren« besitze. Über die Linse dieser Art kann ich leider nichts berichten; ich hatte, weil ich die Frage nach der Existenz der Zapfen in der Retina untersuchen wollte, die Bulbi in toto in Flemming'scher Flüssigkeit fixirt; dabei wurden aber die Linsen so brüchig und spröde, dass sie beim Schneiden zu Grunde gingen. Leider konnte ich trotz vielfacher Bemühungen bisher nicht in den Besitz eines zweiten Exemplars dieser Art gelangen. Was aber die ganzen Bulbi betrifft, so muss ich sagen, dass ihre Größe gewiss keine geringere ist, als bei den Arten mit kleinen Ohren.

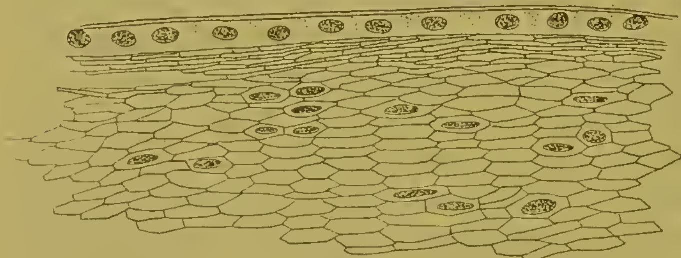
Mit dem auffallenden und ganz exceptionellen Verhalten der Linsen in Beziehung auf ihre Größe steht das Verhalten ihres feineren Baues im vollsten Einklang. Das Epithel erstreckt sich bis zum Äquator oder vielleicht eine Spur darüber hinaus. Seine Dicke beträgt bei den drei untersuchten Arten:

	vorderer Linsenpol	Äquator
Vesperugo noctula	0,001	0,003
Vesperugo pipistrellus . . .	0,002(?)	0,0065
Rhinolophus hipposideros .	0,002	0,0035

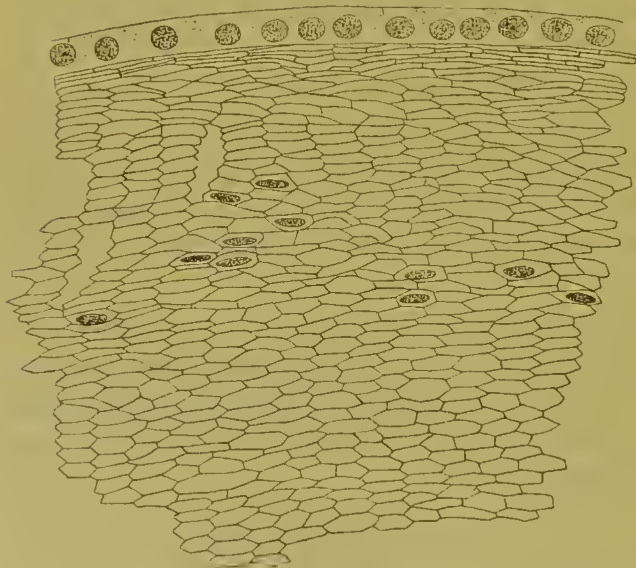
Das Epithel lässt an der ganzen Vorderfläche eben so wenig, wie bei den andern Säugethieren, eine bestimmte Ordnung erkennen. Am Äquator sind die Zellen dichter gedrängt und an der Epithelgrenze zeigen sie das Bestreben, sich bis zu einem gewissen Grade

einer bestimmten Ordnung zu fügen. Einzelne Stellen machen den Eindruck, als ob die Zellen thatsächlich zu meridionalen Reihen an einander gefügt wären, andere aber lassen jede Ordnung vermissen. Die Bilder erinnern in hohem Grade an die, welche man von embryonalen Linsen in jenen Stadien bekommt, in welchen sich die meridionalen Reihen eben zu bilden beginnen. Nie aber erreicht die Regelmäßigkeit der Reihen auch nur annähernd jenen Grad, wie bei den übrigen Säugethieren.

Diesem Verhalten des Epithels entsprechen auch die Bilder, welche Äquatorialschnitte zeigen. Leider werden auch bei der von mir geübten Art der Fixirung die Fledermauslinsen sehr spröde, allerdings lange nicht so, wie bei der Fixirung in FLEMMING-scher Flüssigkeit. Die oberflächlichen Fasern lassen sich doch stets gut schneiden und es ist mir in einzelnen Fällen, namentlich bei Vesperugo noctula, gelungen, die Faserquerschnitte bis in größere Tiefen hinein sicher zu erkennen; an manchen Stellen waren sie sogar bis zur 80. oder 100. Faser, von der Oberfläche an gerechnet, deutlich erkennbar. Das genügt vollkommen, um sich in der Frage, ob dieselben zu Radiärlamellen geordnet sind oder nicht, ein sicheres Urtheil zu bilden; denn wenn eine solche Ordnung an den oberflächlichsten Fasern fehlt, so fehlt sie sicher auch in größerer Tiefe. — Ich habe nun in



Textfig. 120.
Vesperugo noctula.



Textfig. 121.
Vesperugo pipistrellus.

den umstehenden Textfig. 120 und 121 zwei Stücke von solchen Äquatorialschnitten gezeichnet, welche darüber Aufschluss geben. Die Bilder sind in hohem Grade instruktiv; sie lehren, dass hier und da Ansätze zur Bildung von Radiärlamellen vorhanden sind, dass aber die gebildeten Lamellen gewöhnlich nur sehr kurz sind und bald wieder ungeordneten Fasern Platz machen. Oft findet man ein paar kurze Radiärlamellen mitten zwischen ungeordneten Fasern. Die Bilder erinnern an jene, die man von Äquatorialschnitten embryonaler Linsen aus den Stadien, in welchen die Radiärlamellen erst in Bildung begriffen sind, erhält.

So dürfen wir also sagen, dass die Linsen der Fledermäuse uns einen Zustand vor Augen führen, welchen die übrigen Säugethierlinsen nur während einer kurzen Zeit ihrer Entwicklung aufweisen, einen Zustand, in welchem die Zellen an der Epithelgrenze eben erst anfangen, sich zu meridionalen Reihen zu ordnen und in welchem dem entsprechend auch die Fasern sich hier und da zu Radiärlamellen an einander reihen.

Aber auch das übrige Auge scheint im Begriffe zu stehen, rudimentär zu werden. In diesem Sinne möchte ich namentlich den Umstand deuten, dass die Stützsubstanz der Retina stärker ausgebildet ist, als dies sonst der Fall zu sein pflegt. Die Ciliarfortsätze sind relativ plump und wenig zahlreich, der Ciliarmuskel scheint auf einige wenige Fasern reducirt zu sein. Dasselbe scheint vom Sphincter pupillae zu gelten, während derselbe z. B. bei der Ratte sehr mächtig entwickelt ist. Auf meinen Präparaten von Plecotus auritus springen die beiden inneren Schichten der Retina in Form flacher, unregelmäßiger und verschieden großer Polster gegen den Glaskörper vor. Die alte Streitfrage, ob es auch Zapfen in der Fledermausretina giebt, muss ich unerledigt lassen.

Die mitgetheilten Befunde erlauben mir nicht, den Fledermäusen den Gesichtssinn ganz abzusprechen; sie nöthigen mich aber zu dem Schlusse, dass ihr Auge funktionell minderwerthig sei. Dieser Schluss wird auch durch die Beobachtungen, welche über die Lebensweise dieser Thiere angestellt worden sind, unterstützt. Die Versuche Spallazani's[1] mit geblendeten Fledermäusen sind bekannt; sie sind später von Schöbl[2] und von Anderen wiederholt wor-

[1] Spallanzani, Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso nei pipistrelli con le risposte dell' Abate Antonmaria Vassalli. In der Gesammtausgabe der Werke. Bd. II. Mailand 1826.

[2] Jos. Schöbl, Die Flughaut der Fledermäuse, namentlich die Endigung ihrer Nerven. Archiv f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.

den und haben immer zu den gleichen Resultaten geführt. Sowie man aber einerseits weiß, dass geblendete Fledermäuse noch genau eben so geschickt und sicher umherfliegen, wie unverletzte Thiere, und dass sie es meisterhaft verstehen, allen möglichen Hindernissen auszuweichen, so hat man andererseits gefunden, dass sie in ihrem Fluge ganz irre werden und überall anstoßen, sobald man ihnen die blattartigen Ansätze der Nase oder die Ohrlappen und Ohrdeckel wegschneidet (Brehm).

Anhang B. Die Linse des Maulwurfs.

Während über den feineren Bau der Fledermauslinse keine Angaben in der Litteratur vorliegen, ist über die Linse des Maulwurfs bis in die neueste Zeit hinein viel gearbeitet worden. Wenn ich trotzdem die Resultate meiner Untersuchungen mittheile, so geschieht dies aus einem doppelten Grunde: erstens wurden meine Untersuchungen von ganz neuen Gesichtspunkten aus — eben den Gesichtspunkten, welche meine Arbeit über die Linse überhaupt ergeben hat, — angestellt, und zweitens habe ich ein sehr werthvolles entwicklungsgeschichtliches Material zur Verfügung gehabt, dessen Bearbeitung über den Bau der fertigen Linse manches Licht verbreitet hat.

Die beiden jüngsten Embryonen waren leider weniger gut konservirt, ließen aber immerhin noch die Anlage der Linse deutlich erkennen. Der jüngste Embryo hatte, von der Nacken- bis zur Steißkrümmung gemessen, eine Länge von 0,51 mm. Sein Sinus cervicalis war weit offen und im Grunde desselben bemerkte man den dritten und vierten Kiemenbogen. Die Linsenanlage stand in einem Stadium, das dem auf Taf. I, Fig. 3 vom Kaninchen abgebildeten ungefähr entsprach; nur war die Grube an ihrem ventralen Ende erheblich tiefer. Sie unterschied sich von der Linsenanlage des Kaninchens vornehmlich in zwei Punkten: erstens war sie zellenärmer und zweitens hatte sie eine viel geringere Ausdehnung. Die Grube war vollkommen leer; es waren also aus dem Boden der Grube keine Zellen ausgetreten.

Die Länge des nächsten Embryo betrug vom Scheitel bis zum Steiß 6,76 mm, vom Nacken bis zum Steiß 6,25 mm. Der zweite Kiemenbogen war schon über den Sinus cervicalis hinübergewachsen, vom dritten und vierten Kiemenbogen war daher an der Oberfläche nichts mehr zu sehen. Im äußeren Blatte der sekundären Augenblase war es schon zur Bildung von Pigment gekommen. Das Linsen-

bläschen war geschlossen, stand aber noch mit dem Ektoderm in Zusammenhang; das Stadium entsprach also genau dem auf Taf. I, Fig. 8 vom Kaninchen abgebildeten. Die Linsenanlage unterschied sich noch viel auffallender, als früher, von der des Kaninchens; abgesehen davon, dass das Bläschen ganz leer war, war es sehr viel kleiner und zellenärmer. Ich zählte an einem Schnitte durch das Linsenbläschen des Maulwurfs ungefähr 90 Zellkerne, an einem gleich dicken vom Kaninchen, abgesehen von den Zellen, welche in der Höhle lagen, mindestens 140. Die mediale Wand war schon etwas dicker als die laterale.

Die folgenden Embryonen waren durchwegs vortrefflich konservirt. Schnitte durch ihre Linsen sind auf Taf. II, Fig. 5—9 abgebildet. Die erste Figur (Fig. 5) zeigt uns die Linsenanlage eines Embryo, dessen größte Länge 9,7 mm betrug; sie entspricht ungefähr der auf Taf. I, Fig. 10 vom Kaninchen gezeichneten. Die beiden Figuren sind bei gleicher Vergrößerung gezeichnet und man sieht daraus, wie außerordentlich viel kleiner und zellenärmer die Linsenanlage des Maulwurfs im Vergleich mit der des Kaninchens ist. Das Lumen erscheint auf dem Schnitt sichelförmig, zeigt aber vorn eine kleine trichterförmige Erweiterung; wahrscheinlich ist das die Stelle, an welcher sich das Bläschen bei der Ablösung vom Ektoderm geschlossen hat. Dafür spricht auch der Umstand, dass man hier in den Zellen dunkle Körner von derselben Beschaffenheit findet, wie sonst an der Verschlussstelle des Linsenbläschens. In der Linsenfaserwand habe ich bei diesem Embryo noch zwei Theilungsfiguren gefunden. — Was die übrigen Theile des Auges in diesem Stadium betrifft, so erwähne ich nur ganz kurz, dass die Retina sich schon an der Glaskörperseite aufzuhellen begonnen hat, dass aber an der entgegengesetzten Seite noch zahlreiche Theilungsfiguren zu sehen sind; dass ferner das Tapetum nigrum schon überall stark pigmentirt ist, dass der Glaskörperraum, wie übrigens schon im vorigen Stadium, von zahlreichen Gefäßen erfüllt ist, und dass endlich die Substantia propria corneae sich bereits zu bilden begonnen hat.

Der nächste Embryo hatte eine größte Länge von 10,8 mm; während aber seine übrigen Organe entschieden weiter ausgebildet waren, als bei dem vorigen, war seine Linse eher etwas kleiner. Es spricht dies wieder für einen gewissen Grad von individueller Variabilität, wie wir einer solchen schon mehrmals begegnet sind. Übrigens war die Linsenfaserwand doch entschieden dicker als früher (Fig. 6). In der äußeren Wand waren wieder an der schon erwähnten

Stelle einige dunkle Körner zu sehen. Im Übrigen bot das Auge gegenüber dem vorigen Stadium nichts Besonderes; nur war die Furche um dasselbe tiefer geworden und die Lider begannen schon über das Auge hinüberzuwachsen.

Es folgt nun ein Embryo von 14 mm Länge; ein Schnitt durch seine Linse ist auf Taf. II, Fig. 7 abgebildet. Die Höhle des Bläschens schien in Folge der sonst sehr guten Konservirung etwas erweitert und im Zusammenhange damit die äußere Wand etwas verdünnt zu sein. Die Lidspalte war schon sehr eng geworden.

Der folgende Embryo war 19 mm lang; der auf Taf. II, Fig. 8 abgebildete Schnitt zeigt, dass die Höhle des Linsenbläschens bis auf eine enge Spalte geschwunden ist. Die Kerne sind in der Linsenfaserwand jetzt etwas gleichmäßiger vertheilt als früher. Die Faserung ist deutlich, aber trotzdem ist es nicht möglich, die Kontouren der Fasern durch die ganze Masse hindurch zu verfolgen. Die Lidspalte ist jetzt geschlossen, das Epithel der Lidränder verklebt. An der Verlöthungsstelle ist aber außen noch eine kurze Furche zu sehen.

Der älteste Embryo, den ich untersuchte, war 25 mm lang; er hatte schon ganz die Körperform des erwachsenen Thieres. Ein Schnitt durch die Linse desselben ist auf Taf. II, Fig. 9 abgebildet. Von einem Lumen ist nur mehr auf wenigen Schnitten eine Spur zu sehen, auf den meisten liegt das Epithel unmittelbar der Linsenfasermasse auf. Dieses ist überall von gleicher oder nahezu gleicher Höhe und seine Kerne sind größtentheils sehr unregelmäßig gelagert. Weder in einem der früheren Stadien, noch auch in diesem, sind an der Epithelgrenze die Zellen zu meridionalen Reihen geordnet; es ist auch nicht etwa, wie bei den Fledermäusen, hier und da doch wenigstens die Tendenz, solche zu bilden, wahrzunehmen. In der Linsenfasermasse sind die Kerne ziemlich gleichmäßig vertheilt; nur hinten entfernen sie sich etwas mehr von der Oberfläche. Hier sind auch die Zellkontouren deutlicher zu erkennen, während dies sonst kaum möglich ist. Dagegen bemerkt man fast in der ganzen Linsenfasermasse eine sehr feine Granulirung, welche namentlich im Centrum sehr stark in die Erscheinung tritt. — Das Auge ist jetzt tief unter der Haut versteckt, der Bindehautsack steht aber vorn noch mittels einer ziemlich breiten Epithelbrücke, welche aus der Verschmelzung der Lidränder entstanden ist, mit der Oberfläche in Verbindung.

Die Linse des erwachsenen Thieres scheint in Größe und Form nicht unbeträchtlich zu variiren. In einem Falle fand ich einen Äquatorialdurchmesser von 0,4 mm und eine Achse von 0,25 mm; die

Linse war vorn und hinten flach und beiderseits ungefähr gleich stark gewölbt. In einem zweiten Fall betrug der Äquatorialdurchmesser 0,41 mm, die Achse 0,37 mm; die Linse war beiderseits stark gewölbt und näherte sich in ihrer Form mehr einer Kugel. Der Index betrug also im ersten Fall 1,6, im zweiten 1,1. Aber auch im feineren Bau bestehen individuelle Unterschiede. So reichte im ersten Fall das Epithel etwas über den Äquator hinaus, während es im zweiten nicht einmal die ganze Vorderfläche bedeckte. Den ersten Fall habe ich auf Taf. II, Fig. 10 abgebildet. Wenn wir bedenken, dass die Linse bei den beiden ältesten Embryonen (Fig. 8 und 9) nahezu kugelig war und das Epithel den Äquator nicht ganz erreichte, so müssen wir sagen, dass in dem zweiten Falle die Linse den embryonalen Charakter reiner bewahrt hatte, als im ersten.

Die Epithelzellen zeigen nirgends eine bestimmte Ordnung und auch an der Epithelgrenze ist nicht die leiseste Andeutung von meridionalen Reihen zu sehen. Aber auch sonst ist das Epithel ganz unregelmäßig; die Kerne liegen nicht in gleicher Höhe, die einen liegen näher der basalen, die anderen näher der freien Seite, sie sind bald dichter, bald weniger dicht gestellt, das Protoplasma geht zuweilen an der Linsenfaserseite in unregelmäßige Fortsätze aus und entbehrt hier überhaupt der regelmäßigen geradlinigen Begrenzung. Noch eigenthümlicher aber als das Epithel, sieht die Linsenfasermasse aus. Die Zellen, die sie zusammensetzen, können nur zum Theil auf den Namen von Fasern Anspruch erheben; zum andern Theil erscheinen sie ganz unregelmäßig und haben die mannigfaltigsten Formen. Jene Zellen, welche eine faserähnliche Beschaffenheit haben, laufen meistens nur an ihrem hinteren Ende in einen Fortsatz aus, ohne sich auch nach vorn zu verlängern. Ich verzichte darauf, eine genaue Beschreibung der verschiedenen Formen zu versuchen, sondern verweise lieber auf die Figur, welche das Bild eines Meridionalschnittes möglichst getreu wiedergiebt. — Wie in der embryonalen Linse, besitzen alle Zellen Kerne; man trifft solche also auch im Centrum der Linse. Dieselben sind der Mehrzahl nach kugelig oder oval und enthalten im Inneren ein zartes chromatisches Gerüst. Das Protoplasma der Zellen lässt wieder die schon bei älteren Embryonen bemerkbare Granulirung erkennen. — Äquatorialschnitte, wie ein Stück eines solchen in Fig. 11 abgebildet ist, zeigen, dass die Zellen der Linsenfasermasse ganz unregelmäßig durch einander liegen und dass auch die oberflächlichsten keine Neigung haben, sich zu radiären Lamellen an einander zu reihen.

Wenn wir den Schnitt durch die Linse des ältesten untersuchten Embryo (Fig. 9) mit dem durch die Linse des erwachsenen Thieres (Fig. 10) vergleichen, so fällt uns auf, dass die Zahl der Kerne hier ungefähr um ein Drittel kleiner ist als dort; eine weitere auffallende Erscheinung ist, dass die Kerne in der embryonalen Linse viel dichter stehen als in der Linse des erwachsenen Thieres. Die Zellen sind also größer geworden, haben aber wohl sicher keine Vermehrung mehr erfahren. Es ist klar, dass wir aus der Thatsache, dass auf dem Schnitte durch die fertige Linse weniger Kerne zu sehen sind, als auf dem durch die embryonale, nicht den Schluss ziehen dürfen, dass ein Zerfall von Kernen stattgefunden habe; indem die Menge des Protoplasmas der Zellen zunimmt, werden eben die Kerne auf eine größere Masse vertheilt, und es erscheinen daher dann auf einem Schnitte weniger als früher.

Die Kapsel ist dünn; ihre Dicke beträgt über dem Epithel etwa 0,001 mm. —

Nach dem Gesagten bietet die Linse des Maulwurfs sowohl in ihrer Entwicklung, als in ihrem fertigen Zustande ein großes, allgemeines Interesse. Was ihre Entwicklung betrifft, so ist es vor Allem auffallend, dass schon die erste Anlage des Organs kleiner und zellenärmer ist, als bei den übrigen Säugethieren. Je weiter sich die Linse entwickelt, um so mehr tritt die Differenz gegenüber den korrespondirenden Stadien der übrigen Säugethiere zu Tage. Die Linse entwickelt sich also beim Maulwurf relativ langsam. Sie erreicht aber auch nie auch nur annähernd den hohen Grad der Ausbildung, welchen sie bei den übrigen Säugethieren im entwickelten Zustande zeigt. Nie wird auch nur der geringste Versuch gemacht, meridionale Reihen zu bilden, und dementsprechend kommt es auch nie zur Bildung von radiären Lamellen. Vielmehr verfällt die Linsenfasermasse alsbald einer Rückbildung; die zu einer gewissen Zeit (vgl. Fig. 8) ganz deutliche faserige Struktur geht später wieder fast völlig verloren. So treffen wir denn auch in der fertigen Linse weder meridionale Reihen an der Epithelgrenze, noch auch radiäre Lamellen in der Linsenfasermasse.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Zellen, welche die Linsenfasermasse des Maulwurfs aufbauen, wenn sie auch noch so rückgebildet sind, den Centralfasern in den Linsen der übrigen Wirbelthiere entsprechen, und dass es also beim Maulwurf weder zur Bildung einer Übergangszone, noch auch zur Bildung von zu radiären Lamellen an einander gereihten Haupt- oder Grundfasern

kommt. Von den drei Arten von Fasern, welche wir an jeder gut entwickelten Wirbelthierlinse unterscheiden können, kommen also beim Maulwurf nur die Centralfasern zur Entwicklung, und auch sie verfallen alsbald einer Degeneration.

Wenn wir damit den Bau der Fledermauslinsen vergleichen, so sehen wir, dass es hier zwar zur Bildung einer Zone kommt, welche der Übergangszone einer gut entwickelten Linse entspricht, dass aber diese Zone sehr schmal und unvollkommen ist. Die einmal gebildeten Linsenfasern verfallen bei den Fledermäusen keiner Rückbildung. Es stimmt demnach das Resultat unserer Untersuchungen mit dem Hauptergebnisse, zu welchem Kohl bei seinen ausgedehnten Untersuchungen über rudimentäre Wirbelthieraugen gelangt ist, überein. Dieses Hauptergebnis fasst Kohl am Schlusse seiner Arbeit in folgende Worte zusammen: »Für die in vorliegender Arbeit behandelten Augen besteht also die Rudimentarität in Entwicklungshemmung, wenn und so weit das Organ oder Theile desselben noch zu funktioniren haben, in Rückbildung, wenn und so weit das Organ oder Theile desselben vollständig außer Funktion getreten sind. — Rückbildung tritt ausnahmslos nur nach vorhergegangener Hemmung ein.«

Wir können vielleicht folgende phylogenetische Stadien des Rudimentärwerdens der Linse aufstellen: I. Stadium: Es kommt nicht mehr zur Bildung regelmäßiger meridionaler Reihen, und in Folge dessen auch nicht mehr zur Bildung von zu radiären Lamellen an einander gereihten Haupt- oder Grundfasern; wohl aber lassen die Zellen an der Epithelgrenze noch eine Andeutung einer Ordnung erkennen, und dementsprechend sind auch die oberflächlichsten Linsenfasern zu kurzen, unregelmäßigen Radiärlamellen, die den Lamellen der Übergangszone in gut entwickelten Linsen entsprechen, geordnet. — Diesen Fall sehen wir bei den Fledermäusen verwirklicht. II. Stadium: Die Zellen zeigen an der Epithelgrenze nirgends mehr die Neigung, sich zu meridionalen Reihen zu ordnen, und dementsprechend besteht die ganze Linsenfasermasse aus Fasern, welche den Centralfasern gut entwickelter Linsen entsprechen. Ob ein derartiger Fall in der Wirbelthierreihe verwirklicht ist, lässt sich ohne Nachuntersuchung der über den Bau rudimentärer Linsen vorliegenden Arbeiten nicht sagen; immerhin erscheint es möglich, dass Typhlops einen solchen Fall repräsentirt. III. Stadium: Es kommt, wie im zweiten Stadium, nur zur Ausbildung von, den Centralfasern gut entwickelter Linsen vergleichbaren Fasern, diese aber verfallen bald nach ihrer Bildung einer Degeneration. Dieser Fall ist beim Maul-

wurf und, wie es scheint, auch bei Siphonops verwirklicht. IV. Stadium: Es bildet sich nur mehr ein Linsenbläschen, die Zellen seiner medialen Wand wachsen aber nicht mehr zu Fasern aus. Ein Fall dieser Art scheint bei Proteus vorzuliegen[1]. Endlich V. Stadium: Es kommt auch nicht mehr zur Bildung eines Linsenbläschens, und die Bildung der Linse erscheint also vollständig unterdrückt. Dieser Fall dürfte vielleicht in Myxine einen Repräsentanten haben; jedoch lässt sich darüber ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nichts Bestimmtes sagen. —

Wie schon erwähnt, ist die Maulwurfslinse schon wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen. Ich nenne nur LEYDIG[2], KADYI[3], CIACCIO[4], HESS[5], KOHL[6] und RITTER[7]. Ich werde nur die Angaben der drei letztgenannten Autoren berücksichtigen, da die der anderen bereits von HESS und KOHL sehr ausführlich besprochen worden sind. Ich beginne mit der Arbeit von RITTER, obwohl sie die jüngste ist, welche über diesen Gegenstand erschienen ist. RITTER hat die Arbeiten von HESS und KOHL nicht gekannt und es fiel ihm daher nicht schwer, zu Befunden zu gelangen, welche seiner Ansicht nach neu waren. Die Beschreibung, welche er von dem Bau der Linse giebt, ist nicht so unrichtig, als es auf den ersten Blick scheinen könnte. Er hat erkannt, dass das Epithel der Linse aus sehr unregelmäßigen Zellen besteht und dass die Zellen der Linsenfasermasse die mannigfachsten Formen besitzen. Es entspricht der Eigenart RITTER's, dass er meint, dass bei der Maulwurfslinse »die Wirbelbildung nicht im Äquator oder der hinteren Kapsel zu Stande kommt, sondern schon an der vorderen Kapsel«. Eine Widerlegung dieser Ansicht halte ich für überflüssig. — Was HESS betrifft, so finde ich seine Beschreibung im Allgemeinen richtig und

---

[1] Vgl. R. WIEDERSHEIM, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Proteus anguineus. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.

[2] FR. LEYDIG, Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Archiv f. Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin. Jahrg. 1854.

[3] KADYI, Das Maulwurfsauge. Krakau 1878.

[4] G. V. CIACCIO, Osservazioni anatomiche comparative intorno agli occhi della talpa illuminata e a quelli della talpa cieca. Mem. dell' Istituto di Bologna. 1884.

[5] CARL HESS, Beschreibung des Auges von Talpa europaea und von Proteus anguineus. v. GRAEFE's Archiv. Bd. XXXV.

[6] C. KOHL, Rudimentäre Wirbelthieraugen. II. u. III. Theil. Bibliotheca zoologica. Bd. V. 1893—1895.

[7] C. RITTER, Die Linse des Maulwurfes. Archiv für mikr. Anat. Bd. LIII. 1899.

halte das ziemlich absprechende Urtheil KOHL's nicht für gerechtfertigt. Direkt fehlerhaft finde ich eigentlich nur die Angabe, dass der Maulwurfslinse das Epithel fehle und dass die Kapsel »ziemlich dick« sei. HESS tritt der Auffassung LEYDIG's und CIACCIO's entgegen, dass die Maulwurfslinse einen embryonalen Charakter habe, und sagt: »wir haben es hier mit einer Erscheinung sui generis zu thun, für die sich ein Analogon in der Wirbelthierreihe bisher nicht findet, und für deren Erklärung uns vor der Hand jeder Anhaltspunkt fehlt«.

Die ausführlichste Bearbeitung der Maulwurfslinse verdanken wir KOHL. Er hat nicht bloß die fertige Linse, sondern auch ihre Entwicklung eingehend untersucht. Der entwicklungsgeschichtliche Theil der Untersuchung steht hinter dem anatomischen weit zurück; er bezieht sich auf nicht weniger als elf Stadien, deren Beschreibung sehr viel kürzer, aber auch sehr viel richtiger sein könnte. Seine Abbildungen tragen durchwegs etwas Schematisches an sich; so wie er sie zeichnet, sehen embryonale Linsen nie aus, weder beim Maulwurf, noch bei irgend einem anderen Wirbelthier. Indem er jede Zelle mit einem sehr scharfen Kontour versieht, thut er des Guten entschieden zu viel. — Besser ist die Beschreibung und Abbildung des fertigen Organs. KOHL hebt vor Allem die außerordentliche Variabilität der Form der Linse hervor; er hat Linsen gefunden, deren Index zwischen 1,15 und 1,59 schwankte. Vom Linsenepithel sagt er, dass seine Dicke sehr verschieden sei und dass die Form der Zellen demgemäß sehr variire. Auch in Beziehung auf die Zusammensetzung der Linsenfasermasse hebt er die große Mannigfaltigkeit der Befunde hervor. »Es kommen Linsen vor, die fast ausschließlich aus Zellen sich aufbauen; nur in nächster Nachbarschaft der Auswachsungsstelle liegen dann einzelne deutliche, jedoch ebenfalls ziemlich breite Fasern. Sonst besteht die ganze Linse aus großen Zellen mit kugeligen Kernen . . . . Weitaus die Mehrzahl der Linsen zeigt jedoch einen Aufbau aus Faserzellen, wenn man diese Bezeichnung auf Zellen anwenden darf, die in ihrem Bestreben, sich zu Fasern umzubilden, schon ziemlich weit fortgeschritten sind . . . . Eine Kernzone existirt niemals.« In allen diesen Punkten kann ich KOHL beipflichten. Nur in einem Punkte muss ich ihm widersprechen; er sagt, »die Auswachsungsstelle der Zellen zu Fasern« oder, einfacher ausgedrückt, die Epithelgrenze finde sich »stets proximal vom Linsenäquator«. Dies kann gewiss zutreffen, trifft auch z. B. bei der von mir in Fig. 10 gezeichneten Linse zu, muss aber nicht so sein. —

Dass trotz dieser weitgehenden Übereinstimmung die Mittheilung meiner Befunde keineswegs überflüssig war, wird, wie ich denke, Jeder zugeben müssen, der meine Figuren mit denen KOHL's vergleicht. Überdies musste mir eine Beschreibung meiner Befunde von den Gesichtspunkten aus, zu welchen meine Untersuchungen des Baues der Wirbelthierlinse überhaupt geführt haben, wünschenswerth erscheinen. —

Was die über den Bau der Säugethierlinse im Allgemeinen vorliegenden Litteraturangaben betrifft, so will ich vor Allem diejenigen erwähnen, welche sich auf die allgemeine Form der Linse beziehen. Ich sehe dabei von den Angaben HELMHOLTZ's, KNAPP's, KRAUSE's u. A. über die Form der menschlichen Linse ab, da dieselben in jedem Lehrbuche zu finden sind[1]. Zahlreiche Angaben liegen über die Linsen einiger Haussäugethiere vor. So giebt FRANCK[2] an, dass beim Pferd die Achse (»Tiefe«) der Linse 12 mm, der Äquatorialdurchmesser (»die Höhe und Breite«) 21,4 mm betrage, Werthe, die mit den von mir gefundenen gut übereinstimmen. Über eine größere Reihe von Messungen berichtet KOSCHEL[3]; er findet für die Achse beim Pferd 12,6 mm, beim Rind 12,0 mm, beim Schaf 10,4 mm, beim Schwein 7,9 mm und bei der Katze 7,8 mm. Nach MATTHIESSEN[4] beträgt die Achse beim Pferd 13,0 mm, beim Rind 12,0 mm, beim Schwein 7,5 mm und bei der Katze 7,5 mm. KOSCHEL giebt an, dass der Äquatorialumfang der Linse nicht vollkommen kreisrund sei, sondern dass der vertikale Durchmesser hinter dem horizontalen etwas zurückstehe; die Differenz betrage beim Pferde bei einem Horizontaldurchmesser von 20 mm 1,3 mm, beim Rind 1,1 mm, (Horizontaldurchmesser 18,7 mm), beim Schaf 1,2 mm (Horizontal-

---

[1] Die Werthe der Linsenachse werden an lebenden Linsen kleiner gefunden als an todten. HELMHOLTZ hat an letzteren Werthe von 4,2 und 4,3 mm gefunden; KRAUSE fand solche von 4,05 bis 5,4 mm (vgl. HELMHOLTZ, Handbuch der physiologischen Optik. 2. Aufl. 1896). Diese Werthe stimmen mit den von mir gefundenen (4,69 und 4,77) gut überein.

[2] LUDW. FRANCK, Handbuch der Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871.

[3] OTTO KOSCHEL, Über Form-, Lage- und Größenverhältnisse der Orbita, des Bulbus und der Krystalllinse unserer Hausthiere. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde. Jahrg. 1883.

[4] Nach KOSCHEL citirt. In KOSCHEL's Arbeit finden sich auch Angaben über die relative Größe der Linse und des Auges bei den von ihm untersuchten Hausthieren. Vgl. darüber auch: E. EMMERT, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über Größen- und Gewichtsverhältnisse des Augapfels unserer Hausthiere und seiner Bestandtheile. Zeitschr. für vergl. Augenheilkunde. 4. Jahrg. 1886.

durchmesser 14,5 mm), beim Schwein 0,5 mm (Horizontaldurchmesser 11,1 mm) und bei der Katze 0,4 mm (Horizontaldurchmesser 10,4 mm). Etwas andere Werthe für den Horizontaldurchmesser findet MATTHIESSEN: für das Pferd 22,0 mm, das Rind 17,75 mm, das Schwein 11,0 mm und die Katze 9,0 mm[1]. Wie man sieht weichen die von den beiden Autoren gefundenen Werthe zum Theil ziemlich weit von einander ab. Die von mir gefundenen stimmen bald mehr mit denen KOSCHEL's, bald mehr mit denen MATTHIESSEN's überein; zuweilen weichen sie aber auch beträchtlich von ihnen ab. Wie sehr hierbei individuelle Verschiedenheiten eine Rolle spielen mögen, geht aus den früher von mir für die Linse von drei erwachsenen Katzen angeführten Maßen hervor; ich fand hier in dem ersten Fall für Achse und Äquatorialdurchmesser 7,50 bezw. 10,56 mm, im zweiten 8,18 bezw. 11,59 mm, im dritten 8,93 bezw. 13,25 mm. Geringe Unterschiede zwischen den verschiedenen, durch die Äquatorialebene gelegten Durchmessern sind auch mir aufgefallen, doch betrugen sie z. B. beim Schaf kaum mehr als 0,5 mm. Übrigens wird auf diese Frage bei erneuten Untersuchungen noch genauer zu achten sein. Die von den einzelnen Autoren gefundenen Werthe sind natürlich nur dann mit einander vergleichbar, wenn sie genau in derselben Weise gewonnen sind. Daher sind auch die von mir gefundenen Werthe zunächst nur unter einander vergleichbar. Wenn ich einen Fehler gemacht habe, so habe ich stets den gleichen gemacht. Ich habe mir kein bestimmtes Urtheil bilden können, ob die Form, welche die Linse bei der von mir geübten Methode der Fixirung annimmt, mehr jener Form entspricht, welche sie in vivo bei straff gespannter Zonula zeigt, oder aber jener, welche sie bei erschlaffter Zonula annimmt. — KOSCHEL berechnet das Verhältnis der Linsenachse zum Äquatorialdurchmesser, welches ich als anatomischen Index bezeichnet habe, beim Pferd zu 1,6, beim Rind zu 1,4, beim Schaf zu 1,2, eben so beim Schwein, endlich bei der Katze zu 1,3; diese Angaben stimmen ziemlich gut mit meinen Befunden überein. Er hat endlich auch für die von ihm untersuchten Linsen die Krümmungsradien berechnet; indessen will ich von einer Mittheilung seiner Ergebnisse absehen, da dieselben nach dem früher darüber Gesagten doch nur eine relative Bedeutung beanspruchen können. Wichtig erscheint mir

[1] Man vergleiche mit Rücksicht auf die Linse des Pferdes noch: W. ELLENBERGER und H. BAUM, Topographische Anatomie des Pferdes. II. Theil. Berlin 1894. Daselbst sind auch noch die Angaben von MARTIN und BERLIN berücksichtigt.

die Angabe, »dass die vordere Linsenfläche bei allen Hausthieren, mit Ausnahme der Katze, stets eine flachere Wölbung zeigt«, als die hintere. Andere Carnivoren, als die Katze, hat KOSCHEL nicht untersucht; er würde sich sonst überzeugt haben, dass diese Eigenthümlichkeit auch anderen zukommt. ELLENBERGER und BAUM[1] fanden bei einem mittelgroßen Hunde den Krümmungsradius der vorderen Fläche größer, als den der hinteren, was nach dem früher Mitgetheilten ausnahmsweise vorkommen kann, aber nicht das gewöhnliche Verhalten zu sein scheint.

Die eigenthümlichen meridionalen Leisten am Linsenäquator der Primaten wurden schon vor mehreren Jahren von MAGNUS[2] und TOPOLANSKI[3] an der Linse des lebenden Menschen gesehen. MAGNUS beschrieb sie als eine Blasenbildung und meinte, dass dieselbe durch einen Flüssigkeitserguss unter die Kapsel zu Stande komme. Richtiger urtheilte TOPOLANSKI, der die Leisten als »zeltförmige Erhebungen des Linsenrandes« bezeichnete und ihre Entstehung auf die Zugwirkung der Zonulafasern zurückführte; er war auch im Stande, die Ansicht MAGNUS', dass es sich um hohle, mit Flüssigkeit erfüllte Blasen handle, zu widerlegen und den Nachweis zu führen, dass sich an ihrer Zusammensetzung nicht bloß die Kapsel, sondern auch das Epithel und die Linsenfasern betheiligen.

Was den feineren Bau der Linse betrifft, so muss ich vor Allem eine Angabe KÖLLIKER's[4] aus dem Jahre 1855 citiren, welche zeigt, wie nahe dieser Forscher schon damals daran war, die meridionalen Reihen des Epithelrandes zu finden und dadurch zu einem besseren Einblick in den Bau der Linse zu gelangen. In einer kurzen Notiz über die Entwicklung der Linse heißt es: »Um Anderen einen Fingerzeig zu geben, erwähne ich noch, dass die hinteren Enden der eben auswachsenden Epithelzellen, sowie der jüngsten Fasern stark verbreitert an die hintere Wand der Linsenkapsel sich ansetzen und von der Fläche gesehen oft sehr regelmäßig polygonal erscheinen. Zieht man die Linsenkapsel von der Linse ab, so bleiben nicht selten zarte Abdrücke dieser Polygone an derselben haften,

---

[1] W. ELLENBERGER u. H. BAUM, Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.

[2] H. MAGNUS, Über Blasenbildung am Linsenäquator. Klinische Monatsbl für Augenheilkunde. 29. Jahrg. 1891.

[3] A. TOPOLANSKI, Linsenranderhebungen. Ebenda. 30. Jahrg. 1892.

[4] A. KÖLLIKER, Über die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI. 1855.

welche an ein Epithel glauben machen könnten, welches sicherlich nicht da ist; ferner findet man an einer solchen abgezogenen Kapsel am Rande der Epithelialschicht ohne Ausnahme eine Lage junger Fasern mit Kernen, welche rückwärts wie in Reihen äußerst zarter, polygonaler kernloser, aber feinkörniger Zellen auslaufen. Ich glaubte zuerst dieses Bild wirklich auf Zellenreihen beziehen zu dürfen, überzeugte mich dann aber später, dass jedes Polygon das letzte Ende einer besonderen Faser ist.«

Die Art der Umbildung der Epithelzellen zu den Linsenfasern wurde bekanntlich zuerst in ihren Hauptzügen von HERMANN MEYER[1] an der Linse eines neugeborenen Hundes erkannt. Von ihm wurde auch die Bezeichnung »Kernzone« eingeführt, die seither allgemein üblich ist. Später haben zahlreiche Forscher das Verhalten dieser Kernzone, sowie den feineren Bau der Linse überhaupt, genauer untersucht und namentlich durch die Arbeiten aus den siebziger Jahren wurden unsere Kenntnisse über den feineren Bau der Linse in so hervorragender Weise gefördert, dass sie bald zu einem gewissen Abschlusse gediehen zu sein schienen. Aus dieser Zeit sind vor Allem die ausgezeichneten Arbeiten von BABUCHIN[2], JUL. ARNOLD[3] und HENLE[4] zu nennen. Dem letztgenannten Forscher verdanken wir u. A. auch die beste Abbildung der Kernzone, die bisher vorlag. Sie stellt die Kernzone eines Hundes dar und zeigt das Auswachsen der Zellen an und hinter der Epithelgrenze in durchaus korrekter Weise[5]. HENLE hat aber auch ganz zweifellos die Anordnung der Linsenfasern zu radiären Lamellen gesehen, wenn er auch die Bedeutung dieser Lamellen nicht erkannt hat. Er bildet radiäre Lamellen vom Hund, Schaf, Schwein, Kaninchen und Menschen ab und hat, wie aus einigen der Zeichnungen zu entnehmen ist, auch gewisse Störungen im Verlaufe der Lamellen gesehen. — Im Jahre 1883 erschien dann die, namentlich von pathologisch-anatomischer Seite sehr geschätzte Arbeit

---

[1] HERMANN MEYER, Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Briefliche Mittheilung an JOH. MÜLLER. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medicin. Jahrg. 1851.

[2] BABUCHIN, Die Linse. Handb. der Lehre von den Geweben, herausgeg. von S. STRICKER. Bd. II. 1872.

[3] JULIUS ARNOLD, Die Linse und das Strahlenplättchen. Handbuch der gesammten Augenheilkunde von A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH. Bd. I. 1874.

[4] J. HENLE, Zur Anatomie der Krystalllinse. Abh. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Bd. XXIII. 1878.

[5] l. c. Taf. II, Fig. 2.

von OTTO BECKER[1] über die gesunde und kranke Linse. Was die Darstellung des Baues der gesunden Linse betrifft, so geht sie nicht weit über das damals Bekannte hinaus. BECKER giebt namentlich eine gute Beschreibung der Kernzone der menschlichen Linse; ob er die radiären Lamellen gesehen hat, ist aus der Arbeit nicht mit Sicherheit zu entnehmen; jedenfalls hat er ihre Bedeutung nicht erkannt. Indessen verdient erwähnt zu werden, dass auf zwei von PETERS angefertigten Zeichnungen nach Äquatorialschnitten durch kranke Linsen die radiären Lamellen ganz deutlich zu erkennen sind[2]. — Ziemlich nahe scheint RUBATTEL[3] dem Verständnis der radiären Lamellen gekommen zu sein. In seiner Dissertation über die Entwicklung der Linse beschreibt er einen Äquatorialschnitt durch die Linse eines Neugeborenen folgendermaßen: »Chez le nouveau-né on observe, que les fibres ont la forme des prismes aplatis, rangés en séries assez régulières. Par places, on voit de grandes fibres qui correspondent à deux ou trois rangées et affectent la forme de grands prismes, de trapèzes, de losanges, ou d'autres formes moins régulières.« Und von der Linse des Schweines heißt es: »Sur des coupes équatoriales, il est facile de voir que les prismes cristalliniens sont aplatis, réguliers, rangés par séries, sans qu'on puisse distinguer des fibres notablement plus grandes que les autres, comme chez le nouveau-né.«

Was die über den Bau der Kapsel vorliegenden Litteraturangaben betrifft, so hebe ich nur eine mir besonders wichtig erscheinende Angabe BECKER's hervor. BECKER theilt über die Kapsel der Linse des Neugeborenen mit, dass sie eine Strecke weit hinter dem Äquator die größte Dicke besitzt. Er fährt dann fort: »Ich fand dies ausnahmslos an Linsen neugeborener Kinder. Die Stelle liegt unmittelbar hinter der hinteren Begrenzung des Canalis Petiti. Die Kapsel erreicht dort die enorme Dicke von 0,024 mm.« Er fand also die Kapsel hier genau eben so dick, wie ich an der Linse eines jungen Macacus. Beim Erwachsenen ist sie nach dem früher Mitgetheilten nur mehr halb so dick.

Wenn ich hiermit die Litteraturbesprechung schließe, so bin ich mir wohl bewusst, dass ich nur die wichtigsten Angaben berücksichtigt habe; aber es scheint mir, dass eine eingehendere Berücksichti-

---

[1] OTTO BECKER, Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Unter Mitwirkung von DA GAMA PINTO und SCHÄFER. Wiesbaden 1883.

[2] l. c. Taf. IV, Fig. 18 u. 20.

[3] l. c. p. 26 u. 27.

gung kaum sehr fruchtbringend wäre. Damit soll den Verdiensten meiner Vorgänger kein Abbruch geschehen.

VI. Rückblick und Schluss.

A. Die Entwicklung der Linse.

Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper. Bei jedem Schritte findet sie ihre Anwendung, und alle Vorstellungen, welche wir von den gegenseitigen Verhältnissen der organischen Körper haben, werden den Einfluss unserer Kenntnis der Entwicklungsgeschichte erfahren.«

Ich stelle mit Absicht diese Worte CARL ERNST V. BAER's, die oft citirt, aber selten beherzigt werden, voran, um meinen Standpunkt gegenüber jener Richtung in der Anatomie zu präcisiren, welche nicht müde wird, die Ergebnisse entwicklungsgeschichtlicher Forschung als minderwerthig mit Geringschätzung zu behandeln. Die Anhänger dieser Richtung pflegen den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nur so lange und so weit Rechnung zu tragen, als sie den Spekulationen, zu denen sie auf vergleichend-anatomischem Wege gelangt sind, eine Stütze zu bieten vermögen. In diesem Falle finden sie zuweilen nicht Worte genug, um den Werth und die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte zu preisen. Setzt sich aber eine Thatsache mit ihren Spekulationen in Widerspruch, so wird nicht erst geprüft, ob und in wie weit diese Spekulationen auch wirklich jene Berechtigung haben, die ihnen vindicirt wird, sondern es werden Beispiele herbeigeholt, welche beweisen sollen, dass uns die Entwicklung eines Organismus eigentlich nicht viel mehr als eine kontinuirliche Kette von Fälschungen der phylogenetischen Urkunde vor Augen führt. Die Fälschungen, sagt man, beginnen schon in den ersten Stadien und dauern so lange, bis der fertige Zustand erreicht sei. Das Hühnerei besitze einen mächtigen Nahrungsdotter: nun kenne aber Niemand ein Wirbelthier, das mit einem Nahrungsdotter am Bauche umherliefe; am Hinterende der Keimscheibe bilde sich der Primitivstreif: kein Wirbelthier habe aber an seinem Hinterende eine Bildung, die damit vergleichbar wäre; später bilde sich eine Mundbucht und diese setze sich erst lange nach ihrem Erscheinen mit dem Vorderdarm in Verbindung: es sei aber ganz widersinnig, anzunehmen, dass einmal in der Vorfahrenreihe des Huhnes ein Wirbelthier gelebt habe, bei dem der Darm nicht durch einen Mund sich nach außen öffnete; darauf erscheinen die Kiemenbogen, aber das seien Kiemenbogen

ohne Kiemen und solche gebe es bei keinem entwickelten Wirbelthier; auch umhülle sich der Embryo mit einem Amnion: aber »wir kennen keine Wirbelthiere, die zeitlebens mit einem Amnion umhüllt blieben! Wir können solche Zustände uns vernünftigerweise nicht einmal denken.«

Ja wohl! Wir können uns solche Zustände vernünftigerweise nicht einmal denken. Wir sollten aber auch eine so verständnislose Betrachtungsweise entwicklungsgeschichtlicher Erscheinungen für ausgeschlossen halten dürfen. Und doch ist das thatsächlich die Art, in welcher von der Mehrzahl der heutigen Vertreter der sogenannten vergleichend-anatomischen Richtung die Entwicklungsgeschichte beurtheilt wird. Die Entwicklung eines Organismus besteht nach ihnen aus nichts als einer Aneinanderreihung cänogenetischer Erscheinungen; sie ist nichts als eine Kette von Fälschungen der phylogenetischen Urkunde; sie ist nicht »der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper«, sondern sie leitet uns auf Irrwege und stürzt uns in Abgründe, aus denen kein Entrinnen möglich ist.

Eine solche Auffassung entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge ist nur möglich bei vollständiger Verkennung dessen, was Entwicklung heißt. Wer will von einem Huhn verlangen, dass es die Entwicklung eines Salamanders, wer von einem Salamander, dass er die Entwicklung eines Fisches wiederhole? Thatsächlich aber verlangt man dies, wenn man von einem Hühnerembryo fordert, dass er Kiemen an seinen Kiemenbogen zur Ausbildung bringe. Wiederholt nicht jedes Thier, ja jeder Organismus überhaupt, nur die Entwicklung seiner **unmittelbaren** Vorfahren? Ist nicht die ganze Kette von Vorgängen, welche ein Organismus während seiner individuellen Entwicklung durchläuft, nur eine Wiederholung eben derselben Kette von Vorgängen, die seine Eltern durchlaufen haben? Und haben nicht diese während ihrer Entwicklung nur die Kette der Vorgänge wiederholt, welche die Großeltern durchlaufen haben? Und so fort durch ungezählte Generationen? Dabei hat es nie und nirgends eine Fälschung der phylogenetischen Urkunde gegeben; nie hat ein Kind bei seiner Entwicklung ein Stadium seiner Eltern unterdrückt oder ein neues eingeschoben; nie haben die Eltern die Entwicklung der Großeltern verleugnet. Von diesem Gesichtspunkte betrachtet, kann es in der Entwicklung eines Organismus keine Cänogenese geben, man müsste denn als solche jene Störungen in dem normalen Ablauf der Erscheinungen bezeichnen wollen, welche zu Missbildungen führen.

Vor zwanzig Jahren habe ich in meiner Arbeit über die Entwicklung der Tellerschnecke[1] den Begriff und die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte in folgenden Sätzen zum Ausdrucke gebracht: »Die vergleichende Entwicklungsgeschichte ist nichts Anderes, als die vergleichende Anatomie der Embryonen in korrespondirenden Lebensaltern; es steht ihr daher für die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen ganz dasselbe Recht zu, wie der Anatomie.« Auf diesem Standpunkte stehe ich, der Hauptsache nach, noch heute; nur möchte ich statt des zweiten Satzes heute schreiben: es steht ihr für die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen ein viel größeres Recht zu, als der vergleichenden Anatomie. Diese Überzeugung hat sich mir durch meine entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten immer mehr aufgedrängt. Die vergleichende Anatomie beschäftigt sich nur mit einem einzigen Stadium der Entwicklung eines Organismus, mit dem sogenannten fertigen Zustand, d. h. einem Zustand, von welchem an die Organisation keine wesentliche Veränderung mehr erfährt. Sie sucht, indem sie die Endstadien der Entwicklung verschiedener Organismen mit einander vergleicht, indem sie das Gemeinsame aufsucht und auf die Verschiedenheiten hinweist, zu einem Urtheil über die früheren Organisationszustände zu gelangen. Die vergleichende Entwicklungsgeschichte dagegen hat zu ihrem Objekte die ganze lange Reihe von Zuständen, welche die Organismen vom Beginn ihrer individuellen Existenz bis zur Erreichung jenes fertigen Zustandes durchlaufen. Sie sucht zunächst die Zustände auf, in welchen zwei oder mehrere, ihrer Art nach verschiedene Organismen wesentlich die gleiche Organisation besitzen; sie hebt das Gemeinsame dieser Zustände hervor und sucht die Ursachen der Verschiedenheiten durch Erforschung der Lebens- und Entwicklungsbedingungen zu ergründen. Auf diesem Wege gelangt sie durch Abstraktion des Verschiedenartigen und durch Zusammenfassung des Gemeinsamen zur Aufstellung bestimmter Regeln, aus denen sie dann die Gesetze, von welchen die Entwicklung beherrscht wird, ableitet.

Es ist von vergleichend-anatomischer Seite oft betont worden, dass die Vergleichung der fertigen Zustände, also der Endstadien der Entwicklung, für das Verständnis des Baues der Organismen ungleich wichtiger und förderlicher sei, als die Vergleichung der zahlreichen aus einander hervorgehenden Zustände, welche nur von kurzer Dauer

[1] Carl Rabl, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879. p. 613.

sind und rasch wieder vorübergehen. Jedoch lehrt eine einfache Überlegung, dass für die phylogenetische Verwerthung eines Zustandes, mag dieser das Endstadium der Entwicklung oder irgend ein anderes sein, die Dauer desselben und seine physiologische Bedeutung nicht maßgebend sein können. Wir kennen genug Fälle, wo die Dauer des fertigen Zustandes nur eine ganz kurze ist, wenigstens kurz im Vergleich mit der Dauer der zahlreichen Zustände, welche durchlaufen werden mussten, um dieses Endstadium zu erreichen. Eben so wenig kann der Umstand entscheidend sein, dass die Organismen in diesem Endstadium ein selbstthätiges Leben führen, dass sich während desselben die zahllosen Relationen zur Außenwelt, welche das Leben eines Organismus charakterisiren, ausbilden und dass erst in diesem Stadium die Wechselbeziehungen zwischen Form und Funktion klar und unzweideutig und in vollem Ausmaße in die Erscheinung treten. Ich verweise nur auf die zahlreichen Fälle, wo Thiere schon im Larvenzustande geschlechtsreif werden, auf die Fälle, wo im Entwicklungscyklus sich in regelmäßiger Folge zwei oder mehrere Generationen abwechseln, auf die Fälle, wo, wie bei den metabolischen Insekten, einzelne Stadien weit über das gewöhnliche Maß hinaus in die Länge gezogen sind und wo die betreffenden Formen während dieser Stadien ein selbstthätiges Leben führen und mit der Außenwelt nicht selten in viel intensivere Beziehungen treten, als im vollkommen entwickelten Zustande. Für die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen, für die Erkenntnis ihres phylogenetischen Zusammenhanges, sind also die Endstadien der Entwicklung nicht von größerer Bedeutung, als alle anderen Stadien, die während der Entwicklung durchlaufen werden. Ja, es kann die phylogenetische Verwerthbarkeit eines Stadiums — mag es das Endstadium oder ein anderes sein — gerade dadurch, dass es über das gewöhnliche Maß in die Länge gezogen wird und der Organismus während desselben ein selbstthätiges Leben führt, erheblich beeinträchtigt werden. Niemandem wird es in den Sinn kommen, dem Endstadium der Rhizocephalen oder der Cirripedien eine größere phylogenetische Bedeutung zuzuschreiben, als etwa ihrem Naupliusstadium.

Die von vergleichend-anatomischer Seite vorgetragene Doktrin, dass den Endstadien der Entwicklung eine überwiegende Bedeutung in phylogenetischer Beziehung zukomme, konnte unter den Zoologen nie festen Fuß fassen. Dagegen ist es begreiflich, dass sie auf Seiten der Anatomen zahlreiche Anhänger finden konnte. Die meisten Ana-

tomen, so weit sie überhaupt vergleichende Anatomie treiben, kennen die Wirbellosen nur vom Hörensagen; sie wissen wenig oder nichts von den zahlreichen Larvenformen, deren phylogenetische Bedeutung für Jeden, der auf dem Boden der Descendenztheorie fußt, ganz außer Zweifel steht. Wie viele Anatomen giebt es, denen die phylogenetische Bedeutung des Trochophorastadiums klar zum Bewusstsein gelangt ist? Die immer weiterschreitende Arbeitstheilung hat, so segensreiche Früchte sie einerseits gezeitigt hat, doch auch andererseits den Nachtheil gebracht, dass die Zoologen und Anatomen einander immer mehr entfremdet wurden. Der Zoologe kennt heute den Anatomen nicht mehr und der Anatom den Zoologen nicht; sie glauben fast, von einander nichts mehr lernen zu können. Und doch wäre eine gegenseitige Korrektur in vielen Fällen sehr erwünscht; bestände eine solche, so würde sich auch nie jene Doktrin der vergleichenden Anatomen haben Geltung verschaffen können.

Übrigens ist dieselbe nicht von allem Anfang an mit jener Schärfe und Schroffheit vorgetragen worden, wie heute. Noch vor zwanzig Jahren wurde gerade von jener Seite, welche sie jetzt mit der größten Entschiedenheit und Energie vertritt, der vergleichenden Entwicklungsgeschichte volle Anerkennung gezollt. Aber in demselben Maße, als sich diese vertiefte und an Umfang und Ausdehnung gewann, in demselben Maße, als sich zeigte, dass alle großen, auf rein vergleichend-anatomischem Wege, — lediglich durch Vergleichung der fertigen Zustände, — gewonnenen Theorien in der Entwicklung der Thiere keine Stütze fanden, verschärfte sich der Gegensatz zwischen vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Richtung. Während die vergleichende Anatomie an Gedanken mehr und mehr verarmte und sich schließlich fast nur mehr darauf beschränkte, auf längst bekannte Melodien neue Variationen zu ersinnen, schritt die Entwicklungsgeschichte rüstig und jugendfrisch vorwärts. Keine große Frage der Morphologie blieb von ihr unberührt; überall hat sie befruchtend und segenbringend gewirkt, überall hat sie neue Gesichtspunkte eröffnet und neue Wege gebahnt. So haben sich jene herrlichen Worte Carl Ernst v. Baer's im vollsten Maße bewahrheitet. —

Wenn nun aber auch den Endstadien der Entwicklung keine größere phylogenetische Beweiskraft zuerkannt werden kann, als allen anderen Stadien, welche ein Organismus während seiner individuellen Existenz durchläuft, so kommt ihnen doch andererseits in physiologischer Beziehung eine ganz hervorragende Bedeutung zu. Diese

Bedeutung leitet sich in erster Linie von dem Umstande her, dass gewöhnlich erst während dieser Endstadien die Wechselbeziehungen zwischen Form und Funktion deutlich und unverkennbar in die Erscheinung treten. Im Grunde genommen wären freilich alle Stadien, in welchen ein Organismus ein selbstthätiges Leben führt, — seien es nun Larvenstadien oder fertige Zustände — in physiologischer Beziehung gleich werthvoll; nur sind die Endstadien in den meisten Fällen der physiologischen Forschung leichter zugänglich, als jene Frühstadien. Übrigens hat man bekanntlich bereits begonnen, die Methoden der physiologischen Forschung, namentlich das physiologische Experiment, auch auf die Untersuchung jener Stadien auszudehnen, in welchen der Organismus noch kein selbstthätiges Leben führt. Diese, bis in die frühesten Furchungsstadien des thierischen Eies ausgedehnten Untersuchungen haben zu den überraschendsten und werthvollsten Ergebnissen geführt und es kann nicht dankbar genug anerkannt werden, dass durch dieselben eine ganze Reihe der wichtigsten entwicklungsgeschichtlichen Fragen geklärt und zahlreiche neue Probleme aufgeworfen worden sind. Wie in jedem Wissenszweige kommt es auch hier in erster Linie auf eine klare, präcise und zielbewusste Fragestellung an; sie ist die Grundbedingung eines jeden Fortschrittes. Verirrungen sind namentlich im Beginne der Entwicklung einer Wissenschaft nicht zu vermeiden, aber es kann durch sie der Werth des sicher Erreichten nicht verringert werden.

Bei aller Anerkennung der auf diesem Felde der Entwicklungsgeschichte, das sich den Namen einer Entwicklungsmechanik beigelegt hat, faktisch geleisteten Arbeit, kann doch nicht eindringlich genug vor den Ausschreitungen und Überhebungen gewarnt werden, die leider gerade hier zu den täglichen Erscheinungen gehören. Der kleine Gernegroß kann die Zeit nicht erwarten, da er die Kinderschuhe wird abstreifen können; er glaubt schon Alles zu wissen oder wenigstens Alles besser zu wissen, als die Anderen. Man hat sich eine eigene Sprache zurecht gelegt und hantirt mit Begriffen, denen nur allzu oft jede reale Basis fehlt. Die schlichte, kritische Beschreibung einer beobachteten Thatsache wird gering geschätzt und nur den auf experimentellem Wege gewonnenen Erfahrungen ein erkenntnistheoretischer Werth beigemessen; höchstens als Mittel zum Zweck wird der Beschreibung noch einiger Werth zuerkannt. So hat ROUX[1]

[1] Vgl. die Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 10. Versammlung in Berlin 1896. Diskussion zu dem Vortrage KOPSCH's über »Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden«.

vor einigen Jahren gegen mich geäußert: »RABL sucht die Gestaltänderungen richtig zu beschreiben; wir streben gegenwärtig den Sitz der Ursachen dieser Änderungen zu ermitteln.« Nun ist es allerdings richtig, dass ich zunächst und in erster Linie bemüht bin, die auf einander folgenden Formzustände möglichst genau zu beschreiben; aber ich bin nie bei dieser Beschreibung der Zustände stehen geblieben, sondern bin immer bestrebt gewesen, die einzelnen Zustände von einander abzuleiten, ihren Zusammenhang zu ermitteln und auf diese Weise zu einem causalen Verständnisse der Vorgänge selbst zu gelangen. Nicht die Beschreibung der Zustände, sondern jene der Vorgänge ist der eigentliche Zweck einer entwicklungsgeschichtlichen Arbeit. Dass das entwicklungsgeschichtliche Experiment uns über diese Vorgänge einen Aufschluss zu geben vermag, steht außer Frage; eben so sicher aber ist, dass die Beobachtung der im normalen, ungestörten Entwicklungsgange auf einander folgenden Formzustände die unerlässliche Grundlage für die Erkenntnis des causalen Zusammenhanges der Erscheinungen bieten muss.

Ich bin in der erfreulichen Lage, für meine Auffassung der Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, wie der Naturforschung überhaupt, sehr gewichtige Bundesgenossen anführen zu können. So hat schon im Jahre 1850 JUL. ROB. MAYER gesagt: »Ist einmal eine Thatsache nach allen ihren Seiten hin bekannt, so ist sie eben damit erklärt und die Aufgabe der Wissenschaft ist beendigt.« Vierundzwanzig Jahre später hat KIRCHHOFF die Aufgabe der Mechanik dahin festgestellt: »Die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben.« Ferner hat MACH in einer im Jahre 1872 erschienenen Schrift »Über die Erhaltung der Arbeit« die Ansicht vertreten, »dass es der Naturforschung durchaus nur auf den ökonomischen Ausdruck des Thatsächlichen ankomme«. Endlich hat sich auch BOLTZMANN der Auffassung KIRCHHOFF's angeschlossen[1]. Ich bin der Überzeugung, dass diese Auffassung der Physiker auch auf die Entwicklungsgeschichte, sowie überhaupt auf die ganze Naturwissenschaft, Anwendung findet[2]. In der That ist

[1] Vgl. darüber: E. MACH, Über das Princip der Vergleichung in der Physik. Vortrag, gehalten auf der Naturforscherversammlung zu Wien 1894.

[2] ROUX hat sich gegen die Anwendbarkeit der von KIRCHHOFF gegebenen Definition der Aufgabe der Mechanik auf die Entwicklungsgeschichte ausgesprochen, und zwar auf Grund der ganz willkürlichen Annahme, dass wir nie im Stande sein werden, die Entwicklungsgeschichte als eine deskriptive Wissen-

jede gute entwicklungsgeschichtliche Theorie nichts Anderes als der einfachste Ausdruck für die beobachteten Thatsachen. —

Es wurde früher gesagt, dass jeder Organismus während seiner individuellen Entwicklung nur die Entwicklung seiner unmittelbaren Vorfahren wiederholt; ein Kind wiederholt nur die Entwicklung seiner Eltern, die Eltern haben die Entwicklung der Großeltern wiederholt, und so ist es gegangen, so lange es Organismen auf der Erde gegeben hat. Es ist selbstverständlich, dass damit nicht gesagt sein soll, dass die Vorfahren des Menschen auch während der frühen Tertiärzeit oder während der Kreidezeit Menschen gewesen seien, oder dass es Hühner gegeben habe, so lange es überhaupt Organismen giebt. Ich stehe vielmehr voll und ganz auf dem Boden der Descendenztheorie und erblicke in derselben auch wieder nur den einfachsten und natürlichsten Ausdruck der entwicklungsgeschichtlichen, vergleichend-anatomischen und paläontologischen Thatsachen. Die Vorfahren haben sich langsam und allmählich verändert, sie haben sich von einfacheren zu komplicirteren Formen umgebildet. Diese Umbildung hat aber keineswegs die fertigen Formen allein betroffen, sondern den ganzen langen Entwicklungscyklus vom Beginne der individuellen Existenz eines Organismus bis zur Erreichung des fertigen Zustandes. Wir haben immer im Auge zu behalten, dass das, was wir den fertigen Zustand nennen, nichts ist als das Endstadium einer langen Kette von Formzuständen, die alle nothwendig aus einander folgen und alle nothwendig mit einander verbunden sind. Sie bilden eine Entwicklungseinheit, aus der kein Zustand genommen werden kann, ohne die ganze Einheit zu zerstören, bei der aber auch andererseits kein Zustand geändert werden kann, ohne eine Änderung des Ganzen herbeizuführen.

Die Änderungen konnten und durften nur ganz unbedeutende sein, wenn sie die Entwicklung nicht stören oder aufheben sollten. Sie konnten zu jeder Zeit der Entwicklung vom Beginne der individuellen Existenz an bis zur Erreichung des fertigen Zustandes auftreten. Ihrem Schicksale nach konnten sie zweierlei Art sein:

---

schaft im Sinne KIRCHHOFF's zu behandeln. Er schreibt: »Wir werden dieses Ziel nicht nur nie erreichen, sondern auch nicht einmal uns ihm bloß durch Beobachtung des normalen Geschehens erheblich viel weiter zu nähern vermögen, als es bereits geschehen ist.« — Wenn es wirklich so schlimm mit dem durch Beobachtung der normalen Entwicklung Erreichbaren stünde, so wäre es wohl am besten, den Tempel der Wissenschaft zu schließen und darüber die Worte zu schreiben: »Lasciate ogni speranza!« (Vgl. ROUX, Ges. Abhandl. über Entwicklungsmech. der Organismen. Bd. II. 1895. p. 3.)

erstens solche, welche im weiteren Verlaufe der Entwicklung durch regelnde Einflüsse oder Vorrichtungen, wie vor Allem durch die Korrelation der sich entwickelnden Organe, wieder ausgeglichen wurden, und zweitens solche, welche keine Ausgleichung erfuhren, sondern durch alle folgenden Stadien bestehen blieben und auch im fertigen Zustande zum Ausdrucke kamen. Weitaus die Mehrzahl der im Laufe der Entwicklung auftretenden Variationen fällt in die erste Gruppe; sie waren schon v. BAER bekannt und sind in neuester Zeit wieder genau studirt worden[1]: In phylogenetischer Beziehung scheinen sie ohne Belang zu sein. Viel wichtiger sind dagegen die Variationen der zweiten Gruppe, jene, welche keine Ausgleichung erfuhren und welche wir daher als bleibende den anderen gegenüberstellen müssen. Dass in der That solche bleibenden Variationen im Laufe der Entwicklung auftreten und dass sie dann auch den Bau des fertigen Organismus und seiner Theile beeinflussen, kann keinem Zweifel unterliegen. Sie lassen sich, wie weiter unten gezeigt werden soll, zum Theil sogar ziffermäßig feststellen.

Diese bleibenden Variationen nun sind von der allergrößten Bedeutung in phylogenetischer Beziehung. Sie mussten sich im Laufe der Generationen summiren und diese Summation musste schließlich dazu führen, dass eine Entwicklungseinheit von heute nicht mehr dieselbe ist, die sie vor tausend und abertausend Generationen war.

So werden sich denn auch unsere Vorfahren aus der Tertiärzeit nicht bloß in ihrem entwickelten Zustande, in ihrem Endstadium, von uns unterschieden haben, sondern auch in allen früheren Stadien ihrer Entwicklung vom Beginn ihrer individuellen Existenz an; ihre Embryonen werden andere gewesen sein, als die menschlichen Embryonen von heute. Und noch größer werden die Unterschiede zwischen uns und unseren Vorfahren aus der Kreidezeit gewesen sein. Auch hier werden die Unterschiede die ganzen Entwicklungseinheiten und nicht bloß die Endstadien betroffen haben.

Zu Anfang unseres Jahrhunderts wurde namentlich von J. F. MECKEL und OKEN die Behauptung aufgestellt, »der Mensch durchlaufe in seiner Entwicklung die verschiedenen höheren Thierformen. Er sei also nach einander Infusorium, Insekt-Fisch, Amphibium-Vogel, niederes Säugethier und endlich Mensch«[2]. Diese Auf-

[1] ALFRED FISCHEL. Über Variabilität und Wachsthum des embryonalen Körpers. Morph. Jahrb. Bd. XXIV. 1896.

[2] Vgl. C. E. v. BAER. Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. 2. Hälfte. Petersburg 1876. V. Über DARWIN's Lehre. p. 242.

fassung wurde von v. BAER aufs entschiedenste bekämpft und sein Widerspruch hat auch ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden. Später aber, als die Descendenztheorie ihren Siegeszug durch Europa und namentlich durch Deutschland hielt, kehrte man wieder darauf zurück. Wenn man sie auch nicht in ihrer ursprünglichen Schroffheit hinstellte und der besseren vergleichend-anatomischen Einsicht manches Opfer bringen musste, so blieb sie doch dem Wesen nach aufrecht. Wie zur Zeit OKEN's hatte man sich wieder verleiten lassen, »gewisse Ähnlichkeiten als Gleichheiten anzusprechen und zu behandeln« und so war man zur Aufstellung des Satzes gelangt: »Die Keimform wiederholt durch Vererbung die betreffende Stammform.« So richtig dieser Satz ist, wenn man unter Stammform nur die Form der unmittelbaren Vorfahren versteht, so unrichtig ist er, wenn man dabei eine Stammform im Auge hat, die etwa zur Kreide- oder Jurazeit gelebt hat. Nun könnte man vielleicht daran denken, den Satz in der Weise zu modificiren, dass man sagte: Der Keim wiederholt nicht die Stammformen, wohl aber die Keimformen derselben. Aber auch in dieser Fassung wäre der Satz nicht haltbar. Der Mensch wiederholt während seiner individuellen Entwicklung nicht die Keimformen seiner entfernteren Vorfahren, sondern nur die seiner Eltern. Es ist ein weit verbreiteter Irrthum, dass die Embryonen der Wirbelthiere und vor Allem der einzelnen Wirbelthierklassen, einander in den früheren Stadien der Entwicklung »bis zum Verwechseln ähnlich« sehen. Wenn auch, wie schon BAER erkannt hat, die Embryonen der verschiedenen Arten einer Klasse einander ähnlicher sind, als die erwachsenen Thiere, so weiß doch jeder erfahrene Embryologe, dass ein menschlicher Embryo ein anderer ist, als ein Kaninchenembryo und dass dieser hinwiederum mit einem Schweine- oder Katzenembryo nicht verwechselt werden kann. Jede Art hat ihre eigenen wohlcharakterisirten Embryonen. Der Mensch durchläuft nicht seine Stammformen, und auch nicht deren Keimformen, sondern er ist Mensch vom Beginne seiner Entwicklung an. Er wird nicht erst Mensch zur Zeit seiner Geburt, er ist schon Mensch als Fötus, schon Mensch zur Zeit, da er noch Kiemenbogen besitzt, ja schon Mensch in dem Stadium, wo der Keim noch aus einem scheinbar ungeordneten Zellhaufen besteht. Er ist Mensch vom Beginn seiner Entwicklung an und diesen Beginn haben wir in jenen Zeitpunkt zu verlegen, in welchem die Befruchtung perfekt geworden ist[1]. Die

[1] In seinem Vortrage über »Befruchtung und Vererbung« (Gesellschaft deutscher Naturforscher u. Ärzte. Verhandl. 1897. Allgem. Theil) sagt WALDEYER

ganze lange Reihe von Zuständen und Vorgängen, welche der Mensch vom Beginn seiner Entwicklung an durchläuft, stellt eben eine einzige, untheilbare Entwicklungseinheit dar, eben jene Entwicklungseinheit, die wir als Mensch bezeichnen. Ganz dasselbe gilt auch von jedem anderen Organismus.

Um meine Auffassung der Entwicklung — sowohl der phylogenetischen, als der ontogenetischen, sowie auch der Beziehungen zwischen beiden — klarer darstellen zu können, will ich ein specielles Beispiel, etwa die Entwicklung unserer Hausente wählen. Aus der langen Kette ihrer Vorfahren will ich nur ein paar Glieder herausheben. Ich will zunächst annehmen, dass zu dieser Kette die Blanchard'sche Ente (Anas Blanchardi) aus dem Miocän gehört habe, die sich nur in geringfügigen Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation von der heute lebenden Wildente unterschied. — Als ein zweites Glied der Vorfahrenkette will ich die Archaeopteryx lithographica aus dem Jura herausheben; ich will also die, wie ich weiß, ganz willkürliche Annahme machen, dass sie zu den direkten Vorfahren unserer Ente gehört habe; ob dieselbe tausend oder hunderttausend oder noch viel mehr Generationen vor der Blanchard'schen Ente gelebt hat, ist für den Zweck unseres Beispiels gleichgültig. — Ein drittes Glied der Vorfahrenkette soll der gleichfalls dem Jura angehörige, aber vielleicht wieder durch Tausende von Generationen von der Archaeopteryx getrennte Leptosaurus vorgestellt haben; er gehörte zu den Rhynchocephalen und war unserer jetzigen Hatteria ähnlich, nur beträchtlich kleiner. — Als ein viertes Glied wollen wir Branchiosaurus, einen Stegocephalen aus der Steinkohle, betrachten, und endlich möge Phaneropleuron, ein Crossopterygier aus dem Devon, ein fünftes Glied der Vorfahrenkette unserer Ente

---

über das Perfektwerden der Befruchtung: »Von dem Punkte nun ausgehend, dass es sich bei der Befruchtung stets um eine Konjugation zweier Zellen mit allen ihren Bestandtheilen handelt, müssen wir den Moment des Perfektwerdens der Befruchtung dann für gekommen erachten, wenn diese Verschmelzung sich vollkommen vollzogen hat. In denjenigen Fällen also, in welchen die beiden Vorkerne nicht zum Furchungskerne verschmelzen, wie z. B. bei der Maus und bei Cyclops, wird, meines Erachtens, die Befruchtung erst später perfekt, und zwar erst während des Furchungsaktes, bei dem es immer in irgend einem Stadium auch zur Verschmelzung der beiderlei Chromosomen nachträglich kommt.« Diese Auffassung halte ich für unrichtig. Mir scheint vielmehr, dass die Befruchtung dann perfekt sei, wenn das erste Centrosoma sich getheilt hat; denn damit ist der Anstoß zu allen weiteren Theilungen gegeben.

vorstellen. Weiter zurück wollen wir, da die paläontologische Urkunde unsicher zu werden beginnt, nicht greifen. — Unserer Annahme nach würden also Anas Blanchardi, Archaeopteryx, Leptosaurus, Branchiosaurus und Phanerópleuron direkte Vorfahren unserer Hausente gewesen sein. Sie würden uns allerdings nur eine äußerst unvollständige Vorstellung ihres Stammbaumes zu bieten vermögen; denn sie würden uns nur fünf Bilder aus einer Ahnengalerie vor Augen führen, die so groß ist, dass sie ein Schloss mit tausend Sälen nicht zu fassen vermöchte.

Nun wird wohl die individuelle Entwicklung der BLANCHARD-schen Ente nicht viel anders gewesen sein, als die unserer Hausente. Wie diese, wird sie hartschalige Eier mit großem Dotter gelegt haben, auf der Keimscheibe wird sich ein Primitivstreif gebildet haben ganz ähnlich dem unserer Ente, dann wird es zur Bildung der Chorda, des Medullarrohres, der Kiemenbogen u. s. f. gekommen sein und das Alles wird sich so ähnlich abgespielt haben, wie bei der Ente, dass wir, wenn wir heute in die Lage kämen, thatsächlich die Entwicklung der BLANCHARD'schen Ente zu untersuchen, wahrscheinlich in Verlegenheit kämen, irgend welche tiefergreifenden Unterschiede gegenüber der Entwicklung unserer Hausente herauszufinden.

Anders wird schon die Entwicklung der Archaeopteryx, des zweiten Gliedes aus der Vorfahrenkette, ausgesehen haben. Die Eier werden wohl kaum eine so harte Schale, wie die der Ente, besessen haben, der Dotter wird wahrscheinlich kleiner gewesen sein, es wird nicht zur Bildung eines eigentlichen Primitivstreifs, sondern vielmehr einer Art Mittelding zwischen Primitivstreif und Primitivplatte gekommen sein und auch sonst wird die ganze Entwicklung die Charaktere der Entenentwicklung mit der der Eidechsenentwicklung in eigenartiger Weise vereinigt haben.

Noch auffallender wird sich die Entwicklung des Leptosaurus von der unserer Ente unterschieden haben. Seine Eier werden in Größe und Form, in der Beschaffenheit der Schale und der Menge des Dotters nicht viel anders, als die Eier unserer gewöhnlichen Zauneidechse ausgesehen haben. Da von allen jetzt lebenden Reptilien Hatteria am nächsten mit Leptosaurus verwandt ist, so werden wir wohl annehmen dürfen, dass auch seine Entwicklung am meisten mit der der Hatteria übereinstimmte. Wir würden uns also, wenn wir ein Bild derselben entwerfen wollten, an die Beschreibung zu halten haben, die uns SCHAUINSLAND vor Kurzem von der Hatteria-Entwicklung gegeben hat.

Das vierte Glied aus der Vorfahrenkette der Ente, der Branchiosaurus, der seine Jugend als Larve im Wasser verbrachte und während dieser Zeit, einer Tritonlarve ähnlich, durch Kiemen athmete, wird seine Eier wohl ins Wasser an Steine oder Pflanzen abgesetzt haben. Die Eier werden von einer Gallerthülle umgeben gewesen sein und die relativ geringe Menge des Nahrungsdotters wird eine totale Durchfurchung des Eies gestattet haben. Die ganze Entwicklung wird der Hauptsache nach ähnlich der eines Triton oder Axolotls verlaufen sein.

Darüber, wie die Entwicklung des letzten der angeführten Vorfahren der Ente, des Phaneropleuron, ausgesehen haben mag, fehlt uns jeder sichere Anhaltspunkt, da wir von der Entwicklung der heute lebenden Crossopterygier keine Kenntnis besitzen. Vielleicht dürfen wir aber mit einigem Rechte vermuthen, dass sie eine gewisse, wenn auch nur entfernte, Ähnlichkeit mit der eines Störs gezeigt habe.

So mangelhaft auch das Bild sein mag, das uns diese fünf Formen vom Stammbaum der Ente und der Entwicklung ihrer Vorfahren zu geben vermögen, so zeigt doch das gewählte Beispiel, dass in demselben Maße, als sich die fertigen Zustände, die Endstadien, änderten und von einander verschieden wurden, auch die ganze Reihe der früheren Zustände eine Änderung erfuhr. Die Umbildung betraf also nie einen einzelnen Formzustand, sondern stets die ganze Entwicklungseinheit.

Wenn nun auch innerhalb zweier oder mehrerer, unmittelbar auf einander folgenden Generationen die Übereinstimmung der Entwicklungseinheiten eine außerordentlich große und die Differenzen so geringe sind, dass sie der Beobachtung meist ganz entgehen, so ist doch die Übereinstimmung eine um so geringere, je weiter die Entwicklungseinheiten zeitlich von einander getrennt sind.

Jeder Organismus hat also seine specifische Entwicklung, und die Ursache davon muss schon in dem anatomischen Bau des Eies gelegen sein. Wir können dies auch mit den Worten ausdrücken: Die Wesenheit eines Organismus beherrscht seine Entwicklung[1].

[1] Vgl. das zweite Scholion in v. Baer: »Über Entwicklungsgeschichte der Thiere«. Königsberg 1828. p. 147 ff. Nachdem v. Baer aus einander gesetzt hat, dass während der Entwicklung die Verschiedenheiten ausgeglichen werden, und jede Abweichung, so viel möglich, zur Norm zurückgeführt wird, schreibt er: »Daraus ist aber ersichtlich, dass nicht der jedesmalige Zustand ganz allein und nach allen seinen Einzelheiten den zukünftigen bestimmt, sondern allgemeinere und höhere Verhältnisse ihn beherrschen. So kann, glaube ich, die

In der vergleichenden Entwicklungsgeschichte gehen wir nun in der Weise vor, dass wir die Entwicklungseinheiten verschiedener Organismen neben einander stellen und untersuchen, in wie weit dieselben mit einander übereinstimmen und in wie weit sie sich von einander unterscheiden. Dabei nehmen wir ein Stadium oder einen Formzustand nach dem andern vor und suchen diejenigen Stadien zu ermitteln, in welchen die Entwicklungseinheiten dem Wesen nach den gleichen Bau besitzen. Diese Stadien sind es, welche wir als korrespondirende bezeichnen. Nach dem Grade der Übereinstimmung beurtheilen wir die natürliche Verwandtschaft. Je zahlreicher also die korrespondirenden Stadien sind, je länger mit anderen Worten zwei oder mehrere Entwicklungseinheiten einander parallel laufen, um so größer ist auch, unserem Urtheile nach, die natürliche Verwandtschaft. —

Wir wollen nun von diesen Gesichtspunkten aus das kleine, aber nicht unwichtige Stück Entwicklungsgeschichte, das sich uns in der vorliegenden Arbeit entrollt hat, genauer betrachten.

Ich habe oben gesagt, dass wir die Variationen, die während der individuellen Entwicklung auftreten, in vergängliche und bleibende unterscheiden müssen, in solche, welche später durch regelnde Einflüsse oder Vorrichtungen wieder ausgeglichen werden, und solche, welche keine Ausgleichung erfahren, sondern ihren Einfluss bis zur Erreichung des fertigen Zustandes, des Endstadiums der Entwicklung geltend machen. Für beide Fälle von Variationen finden wir in der Linsenentwicklung Beispiele. Als vergängliche Variationen werden wir wohl jene auffassen dürfen, wo in einem bestimmten, durch die Zahl der Urwirbel oder in anderer Weise wohl charakterisirten Stadium das eine Mal die Linsenanlage weiter ausgebildet ist als das andere Mal. Fälle dieser Art wurden von der Eidechse und der Ente mitgetheilt. Zu den vergänglichen Variationen werden ferner auch jene zu rechnen sein, die von der Linsenentwicklung des Kaninchens mitgetheilt worden sind, wo die Zahl der Zellen, die ins Lumen des Linsensäckchens austreten, eine sehr verschieden große sein kann, ein Umstand, der auf eine verschieden lebhafte Proli-

---

Naturforschung, der man so gern den Vorwurf macht, dass sie materialistische Ansichten begünstige und nähre, aus der Beobachtung selbst die rein materialistische Lehre widerlegen und den Beweis führen, dass nicht die Materie, wie sie gerade angeordnet ist, sondern die Wesenheit (die Idee nach der neuen Schule) der zeugenden Thierform die Entwicklung der Frucht beherrscht.«

feration der die Wände des Säckchens konstituirenden Elemente hinweist.

Schwieriger sind schon die merkwürdigen Variationen zu deuten, denen wir bei der Entwicklung der Linse und des ganzen Auges des Axolotls begegnet sind. Sie lehren uns, dass ein kleiner Embryo weiter entwickelt sein kann als ein großer, und dass trotzdem die Zellenzahl eine geringere sein kann. Ob derartige Variationen später wieder ausgeglichen werden können, oder ob sie erhalten bleiben und auch die Organisation des Endstadiums, des fertigen Zustandes, beeinflussen, dürfte schwer zu entscheiden sein.

Ganz sichere Fälle von bleibenden Variationen hat uns die Linsenentwicklung der Eidechse kennen gelehrt. Es wurde erwähnt, dass es bei der Eidechse jenseits der Übergangszone nie zu einer Vermehrung der radiären Lamellen kommt. Jede Lamelle verläuft mit der denkbar größten Regelmäßigkeit ungetheilt von innen nach außen, und es kommt auch nie zu einer Intercalation einer neuen Lamelle zwischen zwei bereits bestehende. Wir dürfen daher mit voller Sicherheit sagen, dass eine Eidechse genau eben so viele Radiärlamellen, als sie im erwachsenen Zustande besitzt, schon als ganz junger Embryo besessen haben muss. Die Zahl der Radiärlamellen betrug bei erwachsenen Exemplaren von Lacerta agilis in vier Fällen: 114, 119, 123 und 128. Vergleichen wir damit die Zahl der Radiärlamellen bei Embryonen: bei einem Embryo von 2 cm und einem anderen von 2,4 cm Länge betrug sie 112, bei einem Embryo von 2,9 cm Länge 120, bei einem Embryo von 3,3—3,4 cm Länge 119, bei einem Embryo von 4,6 cm Länge 116 und bei einem Embryo von 5,6 cm Länge 121. Wir begegnen also derselben Variabilität, die uns die erwachsenen Thiere zeigen, schon bei den Embryonen.

Wenn wir nun annehmen, dass Linsen mit 112 und 128 Radiärlamellen die extremsten Fälle darstellen — wiewohl es nicht unwahrscheinlich ist, dass die Extreme noch weiter aus einander liegen —, und wenn wir weiter annehmen, es betrage die Zahl der eine Radiärlamelle aufbauenden Linsenfasern beim erwachsenen Thier 500, so würde also die Zahl der Hauptfasern der Linse zwischen 56000 und 64000 schwanken können. Bei den relativ kleinen Zahlen, mit denen wir es hier zu thun haben, repräsentirt das eine ganz außerordentliche Variabilität. Und diese Variabilität ist zurückzuführen auf Vorgänge, die sich schon in sehr frühen Stadien abgespielt haben.

Wie die Entwicklung der Linse ganz unzweifelhaft darthut, hängt die Zahl der Radiärlamellen ab von der Zahl der meridionalen

Reihen an der Epithelgrenze. Die Zahl dieser meridionalen Reihen selbst wieder hängt, wie uns namentlich die Beobachtungen an Tritonlarven gezeigt haben, von Vorgängen ab, die sich im Linsenepithel vor der Zone der meridionalen Reihen abspielen. Die Art und Weise, wie sich die Zellen hier gegen einander verschieben, und wie sich bei einer Theilung die Theilungsachse gegen den betreffenden Meridian der Linse stellt, nimmt einen direkt bestimmenden Einfluss auf die Bildung der meridionalen Reihen und damit zugleich der radiären Lamellen. Eine einzige Zelltheilung kann, wenn sie in einer bestimmten Richtung erfolgt, die Bildung einer neuen meridionalen Reihe einleiten. Wir werden also die Ursache der in der verschiedenen Zahl der radiären Lamellen zum Ausdruck kommenden Variabilität in jenen Vorgängen zu suchen haben, welche sich zur Zeit der Bildung der meridionalen Reihen im Linsenepithel abspielen. Die Zellen besitzen bei der Arbeit, die sie verrichten, einen gewissen Spielraum, und dass sie einen solchen besitzen, muss seinen Grund in ihrem anatomischen Bau haben, der alle Vorgänge, die das Leben der Zelle ausmachen, beherrscht.

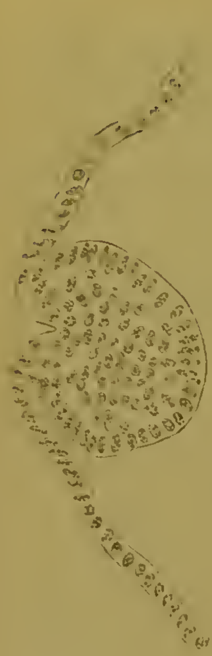
In Beziehung auf die radiären Lamellen sind wir in einer ganz besonders günstigen Lage, da wir ihre Zahl an Äquatorialschnitten durch die Linse leicht feststellen können. Weniger günstig steht es mit Rücksicht auf die Entwicklung des Ringwulstes. Wenn wir aber sehen, dass schon bei ganz jungen Embryonen die Zahl der radiären Lamellen und demnach auch der meridionalen Reihen schwankt, so dürfen wir vielleicht annehmen, dass auch die Ringwulstfasern nicht immer in der gleichen Zahl und Stärke zur Ausbildung kommen werden. Vielleicht werden auch in der Ringwulstbildung schon bei ganz jungen Embryonen kleine Differenzen auftreten, welche dann gleichfalls den Bau der fertigen Linse zu beeinflussen vermögen. Da nun der Ringwulst nach dem früher Gesagten höchst wahrscheinlich ein Accommodationsorgan der Linse vorstellt, ein Organ, dessen Ausbildung mit der Schnelligkeit der Accommodation gleichen Schritt hält, so würde also eine e x q u i s i t nützliche Bildung ganz ohne »Zielstrebigkeit«, einfach auf Grund der in dem Bau der Zellen begründeten Variabilität entstehen und sich vervollkommnen können. Zur vollen Ausnutzung dieser Bildung wird es allerdings erst kommen können, wenn sich gleichzeitig auch der übrige Accommodationsapparat des Auges, vor Allem der Ciliarmuskel, vervollkommnet; aber es liegt kein Grund vor, die Möglichkeit einer solchen Weiterbildung zu bezweifeln. —

Wenn unsere Auffassung von der Bedeutung der Entwicklungs-

einheiten richtig ist, so muss jeder Organismus seine specifische Entwicklung haben. Die Wesenheit eines Organismus beherrscht seine Entwicklung, und dies muss wieder, da sich der Organismus aus Organen aufbaut, in der Entwicklung der Organe zum Ausdrucke kommen. Nun sehen wir in der That, dass die Entwicklung der Linse bei den verschiedenen, daraufhin untersuchten Formen eine verschiedene ist. — Aber sehen wir zunächst von diesen Verschiedenheiten ab und fassen wir vor der Hand nur das Gemeinsame ins Auge. Überall entwickelt sich die Linse aus dem Ektoderm; überall kommt es, mag sich die erste Anlage von einer soliden Wucherung oder von einer hohlen Einstülpung ableiten, im Laufe der weiteren Entwicklung zur Bildung eines hohlen Bläschens; überall bildet sich aus der lateralen Wand des Bläschens das Linsenepithel, während die Zellen der medialen Wand zu Fasern auswachsen; überall liegt die Epithelgrenze Anfangs hinter dem Äquator; überall ordnen sich die Zellen an der Epithelgrenze in einem bestimmten Stadium zu meridionalen Reihen und endlich legen sich überall die von nun an entstehenden Linsenfasern zur Bildung von radiären Lamellen an einander. In allen diesen Punkten stimmt die Linsenentwicklung bei allen Wirbelthieren mit einander überein. Nur in jenen Fällen, in welchen die Linse, wie beim Maulwurf, rudimentär ist, werden die letzten Stadien der Entwicklung nicht mehr erreicht; aber diese Fälle müssen wir, eben weil sie rudimentäre Linsen betreffen, von der Betrachtung ausschalten. — Trotz dieser principiellen Übereinstimmung zeigt aber jede Wirbelthierklasse ihre Besonderheiten. Bei Pristiurus stellt die erste Anlage der Linse eine solide Wucherung des Ektoderms vor, in die sich nur noch ein kleines, trichterförmiges Grübchen als letzte Andeutung oder als letzter Rest einer Einstülpungsöffnung einsenkt. Beim Axolotl besteht, wie bei allen Amphibien, das Ektoderm aus zwei Schichten, von welchen sich nur die innere an der Bildung der Linse betheiligt, während die äußere unverändert über die Linsenanlage hinwegzieht. Bei der Eidechse, der Ringelnatter und der Ente bildet sich ein kleines Grübchen, das sich allmählich zu einem hohlen Säckchen umwandelt, und dieses Säckchen wendet sich nach der dorsalen Seite, so dass seine Ausmündungsöffnung mehr oder weniger weit an das ventrale Ende des Säckchens zu liegen kommt. Beim Kaninchen endlich entsteht die erste Linsenanlage zwar gleichfalls in Form eines kleinen Säckchens, dieses wendet sich aber von allem Anfang an ventralwärts, es vertieft sich in dieser Richtung mehr, als dorsalwärts, und zugleich treten schon frühzeitig Zellen aus der Wand

des Säckchens heraus, welche das Lumen desselben mehr oder weniger erfüllen. — Aber nicht bloß in diesen gröberen Verhältnissen, sondern auch in den feineren Details zeigen sich sehr bemerkenswerthe Unterschiede. Ich habe in den umstehenden Textfiguren die Linsenanlage des Pristiurus (Textfig. 122), des Axolotl (Textfig. 123), der Eidechse (Textfig. 124), der Ringelnatter (Textfig. 125), der Ente (Textfigur 126) und des Kaninchens (Textfig. 127) neben einander gestellt. Das Stadium ist überall das gleiche: die Linsenanlage hat sich noch nicht vom Ektoderm getrennt, ist aber von dieser Trennung nicht mehr weit entfernt. Die Figuren stellen also die Linsenanlage der sechs genannten Formen in einem korrespondirenden Stadium dar. Nun vergleichen wir einmal die sechs Bilder mit einander und achten wir dabei in erster Linie auf die Zahl der Zellen. Die Linsenanlage des Pristiurus stellt eine solide Zellmasse dar, in der die Zellen ungemein dicht gedrängt in großer Menge neben einander liegen. Das gerade Widerspiel in Beziehung auf die Zahl der Zellen führt uns die Linsenanlage des Axolotl vor Augen; nur elf Zellen setzen hier auf dem Schnitt die Anlage der Linse zusammen; dabei sind die Zellen auffallend groß, weit größer als bei irgend einem anderen Wirbelthier. — Viel größer ist die Zahl der Zellen in der Linsenanlage der Eidechse; wenn sie auch weit hinter der des Pristiurus zurückbleibt, so übertrifft sie doch andererseits eben so weit die des Axolotl. — Noch größer als bei der Eidechse ist die Zellenzahl in der Linsenanlage der Ringelnatter. Die Kerne sind hier so dicht gedrängt, dass ein großer Theil an der basalen Seite der Wand des Bläschens keinen Platz mehr findet. — Viel größer noch ist die Zellenzahl in der Linsenanlage der Ente; die Kerne sind demgemäß, wenn sie auch noch die Neigung zeigen, hauptsächlich die basale Seite der Wand in Anspruch zu nehmen, auch sonst in der ganzen Dicke der Wand zerstreut. — Weitaus am größten aber ist die Zellenzahl in der Linsenanlage des Kaninchens; hier ist die Proliferation eine so lebhafte, dass zahlreiche Zellen den epithelialen Verband verlassen, in die Höhle des Säckchens treten und später zu Grunde gehen. Es wird also ein Überschuss an Material geliefert, der beim Aufbau der Linse keine Verwendung findet.

Diese Verschiedenheit in der Zellenzahl der Linsenanlagen, der wir auch in jenen Stadien begegnen, die dem als Beispiel gewählten vorausgehen oder nachfolgen, muss natürlich einen ganz bestimmten Grund haben. Nun müssen wir wohl in erster Linie daran denken, ob dieselbe nicht vielleicht der Verschiedenheit der Zellenzahl der



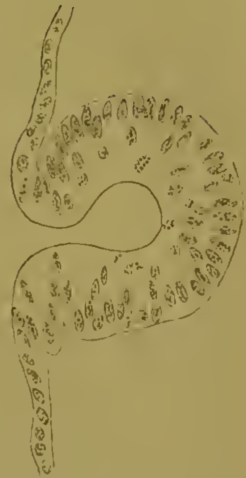
Textfig. 122.
Linsenanlage des Pristiurus.



Textfig. 123.
Linsenanlage des Axolotl.



Textfig. 124.
Linsenanlage der Eidechse.



Textfig. 125.
Linsenanlage der Ringelnatter.



Textfig. 126.
Linsenanlage der Ente.



Textfig. 127.
Linsenanlage des Kaninchens.

entwickelten Linse parallel gehe. Wenn sich nun auch die Zellenzahl der Linse eines erwachsenen Thieres nicht mit Sicherheit bestimmen lässt, so lässt sich doch die Zahl der Radiärlamellen genau feststellen, und da die Radiärlamellen weitaus den größten Theil der Linse aufbauen, so gewinnen wir aus der Zahl derselben einen ziemlich guten Einblick in die Zahl der Zellen überhaupt. Nun haben wir beim erwachsenen Pristiurus ungefähr 2900 Radiärlamellen gezählt. Bei einem erwachsenen, 25,5 cm langen Axolotl betrug die Zahl 154; bei der Eidechse im Mittel aus vier Fällen 121; bei der Ringelnatter im Mittel aus zwei Fällen 249; bei der Ente 807 und beim Kaninchen im Mittel aus drei Fällen etwa 2500. Diese Zahlen laufen nun allerdings mit der Zellenzahl der Linsenanlagen nicht parallel, zeigen aber immerhin eine so weitgehende Übereinstimmung, dass wir vermuthen dürfen, dass wir uns auf richtiger Fährte befinden.

Greifen wir daher zunächst nur zwei Fälle heraus und vergleichen wir dieselben genauer mit einander. Wie die Textfig. 123 und 124 zeigen, ist die Zahl der Zellen in der Linsenanlage des Axolotl viel geringer, als in der der Eidechse, und doch ist die Zahl der Radiärlamellen beim Axolotl größer als hier. Gehen wir aber auf frühere Stadien der Entwicklung zurück! Bei einem 18 cm langen Axolotl betrug die Zahl der Radiärlamellen 144, und bei einem 10,2 cm langen nur 111. Bei noch jüngeren Thieren ist dieselbe noch geringer und in dem jüngsten Stadium der Axolotlentwicklung, in welchem wir meridionale Reihen unterscheiden konnten, betrug die Zahl derselben kaum mehr als 20. Beim Axolotl findet eben, wie bei den Amphibien überhaupt, im Laufe der Entwicklung eine fortwährende Vermehrung der meridionalen Reihen und der von ihnen abhängigen radiären Lamellen statt; überall stößt man auf Äquatorialschnitten auf Theilungen bereits bestehender und Intercalationen neuer Lamellen. Ganz anders ist dies bei der Eidechse; hier ist die Zahl der meridionalen Reihen und der radiären Lamellen von den frühesten Stadien an fixirt. — Wenn wir nun bedenken, dass die Zahl der zuerst gebildeten meridionalen Reihen beim Axolotl etwa 20, bei der Eidechse etwa 120 beträgt, und damit die Zahl der auf einem Schnitt durch die Linsenanlage sichtbaren Zellen vergleichen, so finden wir zwischen beiden eine volle Übereinstimmung. Wir zählen in der Linsenanlage des Axolotl in dem abgebildeten Stadium 11, in der Linsenanlage der Eidechse 62 Zellen. Diese Zahlen stehen in demselben Verhältnis wie die Zahlen der zuerst gebildeten meridionalen Reihen und der von diesen abhängigen radiären Lamellen.

So kommen wir also zu dem Schluss, dass die Zahl der Zellen einer Linsenanlage in einem bestimmten Verhältnisse steht zu der Zahl der zuerst gebildeten radiären Lamellen. Damit stimmt auch überein, was uns die anderen Bilder lehren. Nur darf man sich nicht allzu peinlich an die Zahlen halten, sondern wird gut thun, mehr auf den allgemeinen Charakter der Figuren zu achten. Auch ist zu bedenken, dass wir nur in den seltensten Fällen in der Lage sind, die Zahl der zuerst gebildeten radiären Lamellen genau oder annähernd genau anzugeben; gewöhnlich sind wir darauf angewiesen, uns nach der größeren oder geringeren Zahl der Theilungen und Intercalationen, welche wir auf Äquatorialschnitten durch eine Linse sehen, ein ungefähres Urtheil über die Zahl der zuerst gebildeten Lamellen zu bilden. Wenn wir finden, dass eine Linse eines Pristiurus von 8,8 mm Äquatorialdurchmesser ungefähr 2900, eine Linse eines etwas jüngeren Pristiurus von 8,0 mm Äquatorialdurchmesser dagegen nur 2009 radiäre Lamellen besitzt, so werden wir wohl schließen dürfen, dass die Differenz zwischen der Zahl der zuerst gebildeten und jener der schließlich erreichten radiären Lamellen eine sehr große sein werde; sie wird wohl größer sein, als etwa bei dem Kaninchen, wo wir im fertigen Zustande im Mittel etwa 2500, und bei einem drei Tage alten Thiere 1706 Lamellen gezählt haben. In der That kommen Theilungen und Intercalationen beim Kaninchen viel seltener vor als beim Pristiurus, und obwohl daher die Linse des erwachsenen Pristiurus mehr radiäre Lamellen enthält als die des erwachsenen Kaninchens, so wird doch wahrscheinlich die Zahl der zuerst gebildeten Lamellen hier eine viel größere sein als dort; damit stimmen dann auch wieder die Bilder überein, welche uns die Linsenanlagen der beiden Formen in korrespondirenden Stadien vor Augen führen.

So sehen wir also, dass die Linsenanlagen der verschiedenen Thiere typisch von einander verschieden sind. Die Verschiedenheiten sind so groß, dass Niemand die Linsenanlage eines Pristiurus mit der eines Axolotls, oder diese mit der einer Eidechse, diese mit der einer Ringelnatter, diese mit der einer Ente, diese endlich mit der eines Kaninchens verwechseln wird. Die Verschiedenheiten treten schon gleich bei der allerersten Anlage auf und erhalten sich bis zur Erreichung des fertigen Zustandes. Wir können also in den in der vorliegenden Arbeit mitgetheilten Thatsachen einen Beweis dafür erblicken, dass in der That jeder Organismus und jedes Organ eines Organismus seine specifische Entwicklung besitzt, dass also, mit anderen Worten, die Wesenheit eines Organismus seine Entwicklung beherrscht.

Sehr interessante Schlüsse ergeben sich, wenn wir die korrespondirenden Stadien der einzelnen Entwicklungswege mit einander vergleichen, wenn wir also untersuchen, in wie weit und wie lange die Entwicklungseinheiten der verschiedenen Formen einander parallel laufen. Ein solcher Vergleich lehrt vor Allem, dass die Linsenentwicklung der Amphibien sehr lange Zeit der der Selachier parallel läuft. Ähnlich, wie bei den Selachiern und den Fischen überhaupt, bei welchen die Epithelgrenze zeitlebens weit hinter dem Äquator liegt, finden wir dieselbe auch bei den Amphibien noch während des Larvenlebens an dieser Stelle. Wie es scheint, zieht sie sich erst während der Verwandlung, beim Übergang vom Wasser- zum Landleben, mehr und mehr gegen den Äquator zurück. — Bei den Sauropsiden, den Reptilien und Vögeln, treffen wir, wenigstens mit Ausnahme der Schlangen, die Epithelgrenze zwar ähnlich, wie bei den Fischen, hinter dem Äquator, aber dies hat den Grund lediglich in der Ausbildung des Ringwulstes, welcher für ihre Linse charakteristisch ist. Mit dem Auftreten des Ringwulstes entfernt sich die Linsenentwicklung der Sauropsiden von der der Amphibien und Fische. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass nicht schon viel früher, ja von den ersten Stadien an, die Linsenanlage einer Eidechse oder einer Ente von der eines Axolotl oder Pristiurus specifisch verschieden ist. — Von großem Interesse ist, dass, obwohl bei den Schlangen kein Ringwulst auftritt, doch ihre Linsenanlage durch lange Zeit eine große Ähnlichkeit mit der der Eidechsen aufweist, wie schon aus einem Vergleich der Textfiguren 124 und 125 hervorgeht. Diese beiden Linsenanlagen sind einander sehr viel ähnlicher, als etwa jene der Eidechse und der Ente. Die Schlangen haben sich erst in der Kreidezeit von den Lacertiliern getrennt, während die Trennung der Vögel von ihren eidechsenähnlichen Vorfahren schon sehr viel früher erfolgt war. Übrigens giebt sich die Verwandtschaft der Vögel mit den Reptilien auch noch in ihrer Linsenentwicklung sehr deutlich zu erkennen. — Die Linsenentwicklung der Säugethiere unterscheidet sich von der der Vögel entschieden mehr als von der der Reptilien; auch die Unterschiede gegenüber der Linsenentwicklung der Amphibien sind entschieden größer, als jene gegenüber den Reptilien. Die Linsenentwicklung der Säugethiere läuft also Anfangs durch längere Zeit der der Fische, Amphibien und Reptilien parallel.

Dieser Parallelismus muss aber von einer Wiederholung der Entwicklung einer niederen Thierform von Seiten einer höheren sehr wohl unterschieden werden. Ich will, um diesen Unterschied zwischen

Wiederholung und Parallelismus deutlich zu machen, zu einem Gleichnis greifen. Wir wollen annehmen, es würden zwei oder mehrere Geleise von einem und demselben Breitengrade, aber von verschiedenen Längengraden aus eine Strecke weit nach Süden führen. Die Geleise würden zunächst durch längere oder kürzere Zeit einander mehr oder weniger parallel laufen, um sich, je mehr sie sich der Endstation nähern, um so mehr von einander zu entfernen. Wenn ich nun das eine Mal einen Zug benütze, der auf dem einen Geleise fährt, und ein zweites Mal einen Zug, der auf einem anderen Geleise fährt, so wird der Weg, den ich in beiden Fällen zurücklege, ein ganz verschiedener sein. Die Ausgangsstation ist im zweiten Fall eine andere, als im ersten, ich passire in beiden Fällen auf der Fahrt ganz verschiedene Stationen, und ich lange schließlich auch in verschiedenen Endstationen an. Und doch können die beiden Strecken durch längere Zeit parallel gelaufen sein. Gewiss habe ich bei der zweiten Fahrt nicht den Weg wiederholt, den ich bei der ersten Fahrt, auf einem anderen Geleise, zurückgelegt habe. So sind auch die Entwicklungswege oder die Entwicklungseinheiten der verschiedenen Organismen von einander verschieden. Ihre Ausgangsstationen oder Anfangsstadien sind verschieden, die Stationen oder Stadien, die sie passiren, sind verschieden, und verschieden sind schließich auch die Endstationen oder fertigen Zustände, die sie erreichen. —

Ein ganz specielles Interesse bietet von diesen Gesichtspunkten aus noch die Entwicklung der Linse des Maulwurfs. Wie jedes Thier, ja jeder Organismus überhaupt, hat auch der Maulwurf seine specifische Entwicklung; auch bei ihm beherrscht die Wesenheit des Organismus und die Wesenheit seiner einzelnen Organe die ganze Entwicklung. Die Linse des Maulwurfs ist rudimentär; sie wird aber nicht erst im Laufe der Entwicklung, nicht erst beim erwachsenen Thier rudimentär, sondern sie wird schon von Hause aus als rudimentäres Organ angelegt. Schon in dem ersten Stadium, wenn sie noch eine ganz flache Grube darstellt, ist die Anlage der Linse kleiner und zellenärmer, als sonst bei den Säugethieren; eben so ist sie auch in allen folgenden Stadien weniger entwickelt, weniger differenzirt, als bei den übrigen Säugethieren; und wenn zuletzt die gebildeten Linsenfasern einer Degeneration anheimfallen, so bildet diese nur das letzte Glied einer langen Kette von Zuständen, die alle nothwendig mit einander verknüpft sind und alle nothwendig aus einander folgen.

B. Der Bau der Linse.

Durch die vorliegende Arbeit ist an die Stelle der bisherigen Lehre vom Bau der Linse eine neue getreten: an die Stelle der Lehre von der concentrischen Schichtung die Lehre vom Aufbau aus radiären Lamellen. Wenn auch nicht alle Fasern der Linse an der Bildung dieser Lamellen Antheil nehmen, sondern ein Theil derselben, die Centralfasern, obwohl sie gegen die Achse centrirt sind, doch keine Anordnung zu Lamellen erkennen lassen, so bilden doch die radiären Lamellen eine so hervorstechende Eigenthümlichkeit im Bau einer jeden gut entwickelten Linse, dass wir sie mit Fug und Recht in den Vordergrund unserer Betrachtung rücken dürfen. Wir haben gesehen, dass diese radiären Lamellen nicht von allem Anfang an, so lange überhaupt Linsenfasern existiren, in der Linse vorhanden sind, sondern dass sie erst allmählich entstehen, und dass ihre Entstehung an eine Eigenthümlichkeit des Linsenepithels gebunden erscheint. Diese Eigenthümlichkeit besteht darin, dass zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung die Zellen an der Epithelgrenze sich zu meridionalen Reihen an einander fügen. Einmal gebildet, bleiben die meridionalen Reihen während des ganzen Lebens erhalten.

Es braucht nicht erst darauf aufmerksam gemacht zu werden, dass keine der Thatsachen, die uns der Bau der fertigen Linse vor Augen führt, auf Grund der vergleichend-anatomischen Kenntnisse verstanden oder auch nur dem Verständnisse näher gerückt werden kann. Wie will uns der vergleichende Anatom ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte die Thatsache erklären, dass die Linse an ihrer äußeren Fläche von einem Epithel überzogen ist? Wie will er uns den Aufbau der Linse aus Fasern verständlich machen? Wie will er uns eine Einsicht in den Bau der radiären Lamellen vermitteln, wenn er die genetischen Beziehungen derselben zu den meridionalen Reihen nicht kennt? Wie will er uns den Ringwulst der Linse der Reptilien und Vögel erklären? Alle diese Thatsachen werden aber verständlich, wenn sich uns ein Einblick in die Entwicklung der Linse eröffnet hat.

Nach ihrem anatomischen Bau können wir vier Typen oder Grundformen der Linse unterscheiden. Die erste Form findet sich bei den Fischen und bei den Amphibien, so lange diese im Wasser leben; sie ist dadurch charakterisirt, dass die beiden Flächen der Linse gleich stark gewölbt sind und dass die Epithelgrenze mehr oder weniger weit jenseits des Äquators an der hinteren Fläche liegt. Das Epithel ist in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten und wird

gegen den Äquator und darüber hinaus bis zur Epithelgrenze allmählich dicker. — Die zweite Form findet sich bei den Amphibien, wenigstens nach ihrer Verwandlung, und bei den Säugethieren; außerdem kommt sie bei einigen Schlangen vor (Eryx). Sie ist dadurch charakterisirt, dass die beiden Flächen gewöhnlich eine verschieden starke Krümmung besitzen, und dass die Epithelgrenze mehr oder weniger genau am Äquator liegt. Auch bei dieser Form ist das Epithel in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten, an der Epithelgrenze am dicksten. Ob auch bei den Gymnophionen und den perennibranchiaten Urodelen das Epithel nur bis zum Äquator oder aber, wie bei den Fischen und Amphibienlarven, darüber hinaus auf die Hinterfläche der Linse reicht, werden erst speciell darauf gerichtete Untersuchungen zu erweisen haben. Was die Krümmung der Linsenflächen betrifft, so ist dieselbe in weitaus der Mehrzahl der Fälle vorn eine schwächere, als hinten; doch finden sich Ausnahmen von dieser Regel. — Die dritte Form findet sich bei den Reptilien, mit Ausnahme der Schlangen, und bei den Vögeln, also bei der Mehrzahl der Sauropsiden. Sie charakterisirt sich dadurch, dass die beiden Flächen der Linse meist mehr oder weniger verschieden gewölbt sind, dass die Epithelgrenze weit hinter dem Äquator liegt, und dass vor der Epithelgrenze die Zellen sich zur Bildung eines Ringwulstes verlängert haben. Die Epithelgrenze liegt um so weiter hinter dem Äquator, je stärker der Ringwulst ist. Das Epithel ist auch bei dieser Form in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten, nimmt dann gegen den Ringwulst, indem die Zellen in die Länge wachsen, an Höhe allmählich zu, um aber gegen die Epithelgrenze wieder niedriger zu werden. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle die Krümmung der beiden Flächen der Linse eine verschiedene und dann gewöhnlich jene der Vorderfläche geringer ist, als jene der Hinterfläche, so kommen doch auch Fälle vor, wo beide Flächen gleichmäßig oder fast gleichmäßig plan sind; dies geht in den meisten Fällen, vielleicht immer, mit einer starken Ausbildung des Ringwulstes einher. Im Zusammenhange damit kann auch die radiäre Symmetrie der Linse mehr oder weniger stark gestört und die ganze Form der Linse verändert werden. — Die vierte Form endlich wird durch die Linse der Nattern und Vipern repräsentirt. Die Linse gleicht mehr oder weniger einer Kugel, die Epithelgrenze liegt in der Nähe des Äquators und das Epithel ist gerade dort am dicksten, wo es bei den anderen drei Formen am dünnsten ist, nämlich in der Mitte der

Vorderfläche. Von hier gegen die Epithelgrenze nimmt die Höhe der Zellen allmählich ab.

Aber nicht bloß die einzelnen Klassen und Ordnungen, sondern auch die einzelnen Familien und Arten unterscheiden sich im Bau ihrer Linsen von einander. Wir können nicht bloß eine Amphibienlinse mit voller Sicherheit von einer Reptilienlinse unterscheiden, sondern auch eine Urodelen- von einer Anurenlinse. Wir wissen, dass die Linse der Urodelen aus viel weniger Radiärlamellen besteht, als die der Anuren. Auch innerhalb der Urodelen können wir wieder die Linse eines Triton cristatus von der einer Salamandra maculosa oder eines Axolotl unterscheiden. Die Tritonlinse besitzt im Mittel 100, die Axolotllinse etwa 150 und die Salamanderlinse 221 Radiärlamellen, und es genügt daher ein einziger Äquatorialschnitt, um uns ein bestimmtes Urtheil zu ermöglichen. Ja selbst die einzelnen Arten einer und derselben Familie sind von einander verschieden; wir sind nicht bloß im Stande, die Linse einer Kröte von der eines Frosches, sondern auch die Linse von Rana fusca von der von Rana esculenta zu unterscheiden. Und was von den Amphibien gilt, gilt auch von allen anderen Wirbelthieren. Die Linse eines Primaten, des Menschen oder eines Affen, wird Niemand mit der Linse eines Hundes oder einer Katze und diese Niemand mit der eines Kaninchens verwechseln können. Jede Art hat ihre eigene, specifische Linse; mit derselben Sicherheit, mit der ein geübter Systematiker aus dem Zahn eines Säugethieres die Art zu bestimmen vermag, der dieser Zahn angehört, wird ein geübter Histologe aus dem Bau einer Linse auf die Art schließen können, von der dieselbe stammt. In manchen Fällen wird ein Äquatorialschnitt genügen, um sich ein bestimmtes Urtheil bilden zu können; in anderen werden Äquatorial- und Meridionalschnitte hierzu nöthig sein. So wird man, wenn man bloß einen Meridionalschnitt vor Augen hat, in Versuchung kommen können, die Linse einer Eidechse mit der eines Wellenpapageis zu verwechseln; ein Äquatorialschnitt wird aber sofort die viel größere Lamellenzahl der letzteren erkennen lassen und dadurch einem Irrthum vorbeugen. Wenn ich sage, ein Meridionalschnitt werde uns zu einem Fehlschluss verleiten können, so bedarf dies einiger Einschränkung; denn so ähnlich die Linsen der beiden genannten Arten auf Meridionalschnitten sind, so lassen sich doch bei aufmerksamer Untersuchung auch hier specifische Unterschiede erkennen. Wir finden, dass bei der Eidechse die Kerne der Ringwulstfasern viel weiter von der Kapsel entfernt sind, als beim Wellen-

papagei, und dass auch die Zellen an der Epithelgrenze in beiden Arten anders beschaffen sind. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Linsen zweier Arten einander in ihrem Bau um so ähnlicher sind, je näher verwandt diese beiden Arten sind. Jedoch spielt hierbei die Lebensweise der Thiere eine sehr wichtige Rolle; sie bedingt mehr oder weniger tiefgreifende Verschiedenheiten des feineren Baues und es können daher in Folge der verschiedenen funktionellen Beziehungen selbst sehr nahe verwandte Formen sehr verschieden gebaute Linsen besitzen. Ich erinnere in dieser Beziehung an das Chamäleon unter den Sauriern und an die Eulen unter den Raubvögeln.

Die Thatsache, dass jede Art ihre specifische Linse hat, ist von der größten allgemeinen Bedeutung, von einer Bedeutung, welche weit über das engbegrenzte Gebiet, auf das sie sich bezieht, hinausgeht. Unwillkürlich drängt sich uns die Frage auf, ob nicht auch die anderen Organe der verschiedenen Wirbelthierarten ähnliche Unterschiede in ihrem Bau aufweisen, wie die Linsen. Und in der That führt jede genauere Untersuchung zur Bejahung dieser Frage. Wenn wir uns zunächst nur an das Auge halten, so lehrt uns ein Vergleich der Retina der verschiedenen Thiere Unterschiede kennen, die eben so groß sind, wie die Unterschiede zwischen den Linsen. Die Retina eines Triton lässt sich von der eines Salamanders mit der gleichen Sicherheit unterscheiden, wie die Linsen der beiden Thiere. Dasselbe lehrt die Untersuchung der Retina anderer Thierklassen. Ein Hund hat eine andere Retina als eine Ratte, eine Ratte eine andere als eine Fledermaus, eine Fledermaus eine andere als ein Affe. So hat jedes Thier seine eigene, specifisch charakterisirte Retina. Und was von Linse und Retina gilt, gilt sicher auch von den anderen Theilen des Auges, gilt aber auch von den anderen Organen des Körpers. So führt jede Detailuntersuchung zu der Überzeugung, dass die homologen Organe der verschiedenen Thierarten specifische Unterschiede aufweisen, eben Unterschiede je nach den einzelnen Arten. Jede Art hat ihre specifischen Organe.

Wenn aber die Organe solche Unterschiede zeigen, so müssen sie auch in den Geweben bestehen und eben so auch in den die Gewebe zusammensetzenden Zellen. Wir werden so zu dem Schlusse geführt, dass die specifischen Unterschiede schon im Bau der Eizelle begründet sind, dass schon das Ei bei den verschiedenen Thierarten einen specifisch verschiedenen Bau besitzt.

Zu demselben Schluss ist man in jüngster Zeit auch auf ganz anderem Wege, nämlich durch kritische Prüfung und Beurtheilung der chemischen Vorgänge, welche sich im Organismus der verschiedenen Thierarten abspielen, gelangt. In seiner am 16. November 1895 gehaltenen Rektoratsrede hat HUPPERT[1] die Frage nach der Erhaltung der Arteigenschaften vom Standpunkte des physiologischen Chemikers aus beleuchtet. Er hat zunächst den Nachweis zu erbringen gesucht, dass die erwachsenen Individuen der verschiedenen Thierarten aus eigenartigen chemischen Stoffen aufgebaut sind und dass sie, in Abhängigkeit hiervon, ein eigenartiges chemisches Leben führen. Unter Anderem hat er darauf aufmerksam gemacht, dass die Hämoglobine der verschiedenen Thierarten einen verschiedenen chemischen Bau besitzen, dass das Hämoglobin des Menschen ein anderes ist, als das des Hundes, dass dieses wieder eine andere elementare Zusammensetzung hat, als das des Pferdes, dass auch im Blute des Hamsters, des Eichhörnchens, des Meerschweinchens, der Gans, des Truthahnes etc. eigenartige Hämoglobine vorkommen, kurz, dass wir mit gutem Grund annehmen dürfen, dass jede Thierart ihr specifisches, wohl charakterisirtes Hämoglobin besitze. Er hat dann weiter auf die Verschiedenheit der Stoffwechselprodukte selbst einander nahestehender Thierarten hingewiesen und als ein specielles Beispiel die verschiedenen Arten der Cholsäure des Rindes, des Schweines und des Menschen angeführt. Endlich hat er die Verschiedenheit in Beziehung auf die »chemischen Reaktionen des Organismus« gegen Gifte und gegen pathogene Mikroorganismen hervorgehoben und aus allen diesen Thatsachen den Schluss gezogen, dass jede Thierart ihr eigenes chemisches Leben führe. Diese Eigenart bewahre der Organismus sein Leben lang. Erstrecke sich aber »die Kontinuität der Eigenart vorwärts durch alle Stufen der Entwicklung, so wäre es widersinnig, Anderes anzunehmen, als dass diese Kontinuität schon im Keime selbst ihren Anfang genommen hat«.

Es ist immer erfreulich, wenn zwei Reihen von Untersuchungen, von verschiedenen Gesichtspunkten aus unternommen und mit verschiedenen Methoden durchgeführt, zu dem gleichen Ergebnisse gelangen. Die chemischen Vorgänge, die sich in einem Organismus abspielen, sind an ein bestimmtes anatomisches Substrat — in letzter Linie an den Bau der Zelle — geknüpft, und sie machen einen Theil

[1] HUPPERT, Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Vortrag, gehalten bei der Installation des Rektors der k. k. Deutschen Carl-Ferdinands-Universität in Prag am 16. November 1895.

dessen aus, was wir als Leben bezeichnen. Gerade so, wie die chemischen Vorgänge bei den verschiedenen Organismen von einander verschieden sind, ist auch das anatomische Substrat ein verschiedenes. Und diese Verschiedenheit beschränkt sich nicht auf den Bau der Organe und den Bau der Gewebe, sondern sie hat ihren Grund in der Verschiedenheit des Baues der Zellen selbst.

So führen uns also unsere anatomischen Betrachtungen genau zu demselben Schlusse, zu dem uns unsere entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungen geführt haben. Wie jeder Organismus seine specifische Entwicklung, so hat er auch seinen specifischen anatomischen Bau; er bewahrt seine Eigenart sein ganzes Leben lang, vom Beginn seiner individuellen Existenz bis zu seinem Untergange.

Man hat diese Eigenart der Zellen und Gewebe in neuerer Zeit als »Specifität«[1] bezeichnet. Nun hat aber unlängst O. Hertwig zwischen dieser Specifität und der »specifischen Energie« im weiteren Sinne des Wortes einen Unterschied machen zu müssen geglaubt. Er schreibt[2]: »Der Ausdruck ‚specifische Energie' besagt so viel als besondere Funktion auf Grund besonderer Struktur. In diesem Sinne sind alle Organe und Gewebe vermöge der ihnen eigenthümlichen Organisation und Struktur mit ihren besonderen, nur ihnen eigenen Energieen ausgestattet, mit welchen sie im Organismus wirken, und durch welche sie mit der Außenwelt in Verkehr treten.« Er spricht sich für die specifische Energie aber gegen die Specifität der Zellen und Gewebe aus. Der Widerspruch, in den er hierdurch geräth, wird einigermaßen verständlich, wenn man seine Grundauffassung der Entwicklungsvorgänge, die sich mit der »Specifität« der Zellen und Gewebe nicht verträgt, in Rechnung zieht. Nun mag man ja immerhin den Ausdruck »Specifität« in rein morphologischem, den Ausdruck »specifische Energie« in rein physiologischem Sinne gebrauchen; aber irgend einen Nutzen oder Fortschritt kann ich in einer solchen Scheidung nicht erblicken und zwar schon desshalb nicht, weil die Zelle und die Gewebe keine todten Körper sind.

Jede Zelle ist ein specifisch energisches Gebilde, und da ein Organismus seine Eigenart während seiner ganzen Entwicklung, wäh-

[1] Wie Barfurth unlängst mit Recht hervorgehoben hat, ist das Wort »Specifität« ganz schlecht gebildet; richtiger wäre »Specietät«. Vgl. Barfurth, Regeneration und Involution. Merkel u. Bonnet, Ergebn. d. Anat. u. Entw. Litt. 1897. Wiesbaden 1898.

[2] O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Zweites Buch. Jena 1898.

rend seines ganzen Lebens, bewahrt, und diese Eigenart in der specifischen Thätigkeit der Zellen zum Ausdrucke kommt, so erblicke ich in der ganzen Entwicklung, in dem ganzen Leben eines Organismus, nichts Anderes, als den Ausdruck der Erhaltung der specifischen Energie der belebten Materie.

Für die Beurtheilung des verschiedenartigen Baues der fertigen Linse kommen in erster Linie physiologische Momente in Betracht. Nun wissen wir, dass die Accommodation bei den Wirbelthieren in zweierlei Weise erfolgt: entweder durch eine Ortsveränderung der Linse oder durch eine Krümmungsänderung der brechenden Flächen[1]. Den ersten Fall sehen wir bei den Fischen, den Amphibien und den Schlangen verwirklicht; bei allen anderen Wirbelthieren erfolgt die Accommodation durch Zunahme der Brechkraft der Linse in Folge einer Krümmungsänderung der brechenden Flächen. Bei den Fischen ist die normale Refraktion des Auges eine mäßige Myopie; sie müssen also aktiv für die Ferne accommodiren und haben demnach eine negative Accommodation. Die Ortsveränderung der Linse erfolgt durch Kontraktion eines Muskels, des von Beer sogenannten Retractor lentis, der früheren Campanula Halleri. — Bei den Amphibien ist die Refraktion des Auges für Luft nicht weit von Emmetropie entfernt; die Accommodation ist eine positive und kommt durch Vortreten der in ihrer Form unveränderten Linse zu Stande; ein cirkulärer, zwischen Sclera und Corpus ciliare eingelassener Muskel bewirkt bei seiner Kontraktion eine Drucksteigerung im Glaskörper und drängt dadurch die Linse nach vorn. — Ähnlich verhalten sich die Schlangen. Die normale Refraktion ihres Auges ist leichte Hypermetropie bis Emmetropie; sie müssen also aktiv für die Nähe accommodiren. Aber diese ihre positive Accommodation erfolgt nicht, wie bei den übrigen Wirbelthieren mit positiver Accommodation — die Amphibien ausgenommen — durch Formveränderung der Linse, sondern, wie bei den letzteren, durch Ortsverschiebung derselben. Der Accommodationsmechanismus ist dem der Amphibien ähnlich; ein in die Iriswurzel eingelagerter, cirkulärer Muskel be-

---

[1] Ich folge in der Darstellung den Untersuchungen Theodor Beer's. Seine Hauptarbeiten über die Refraktion und Accommodation in der Thierreihe sind im Archiv für die ges. Physiologie erschienen; es sind folgende: 1) Die Accommodation des Vogelauges. Bd. LIII, 1893, p. 175—237; 2) Die Accommodation des Fischauges. Bd. LVIII, 1894, p. 523—650; 3) Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. Bd. LXIX, 1898, p. 507—568; 4) Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Bd. LXXIII, 1898, p. 501—534.

wirkt bei seiner Kontraktion eine Drucksteigerung im Glaskörper und zwingt dadurch die Linse, nach vorn zu rücken. — Bei allen übrigen Wirbelthieren, also den Krokodilen, Schildkröten, Eidechsen, Vögeln und Säugethieren, erfolgt die Accommodation durch Formveränderung der Linse. Das Auge ist im Ruhezustande für die Ferne eingestellt, muss also für die Nähe accommodiren. Durch Kontraktion des Ciliarmuskels wird die Zonula entspannt und die Linse geht in ihre stärker gewölbte elastische Gleichgewichtslage über.

Obwohl auch der Bau jener Linsen, welche bei der Accommodation keine Formveränderung erfahren, sondern einfach nach hinten (bei den Fischen) oder nach vorn (bei den Amphibien und Schlangen) verschoben werden, welche also ihre Brechkraft nicht ändern, manches interessante Detail bietet, und obwohl namentlich die Linse der Schlangen merkwürdige Besonderheiten zeigt, so wendet sich doch unser Hauptinteresse denjenigen Linsen zu, deren Brechkraft sich bei der Accommodation für die Nähe durch Zunahme der Krümmung ihrer Flächen erhöht.

Bei der Accommodation haben wir stets, gleichviel in welcher Weise sie erfolgt, zwischen Accommodationsbreite und Accommodationsgeschwindigkeit zu unterscheiden. Die Physiologen haben ihr Augenmerk bisher in erster Linie der Accommodationsbreite zugewendet und dies wohl einerseits desshalb, weil sich dieselbe leichter und sicherer bestimmen lässt, als die Accommodationsgeschwindigkeit, dann aber wohl auch desshalb, weil ihr eine ungleich größere praktische Wichtigkeit zukommt. Dass die Accommodationsgeschwindigkeit große Unterschiede aufweisen müsse, lehrt schon die Thatsache, dass der Accommodationsmuskel bei den Vögeln und Reptilien aus quergestreiften, bei den übrigen Wirbelthieren, so weit ein solcher überhaupt vorkommt, aus glatten Muskelfasern besteht. Nun dürfen wir mit einigem Recht aus der Geschwindigkeit, mit der sich ein Thier bewegt, einen Schluss auf die Schnelligkeit der Accommodation ziehen. Die schnellsten Wirbelthiere sind zweifellos die Vögel. Unsere Untersuchungen haben nun aber einen merkwürdigen Parallelismus zwischen der Stärke des Ringwulstes ihrer Linse und der Fluggeschwindigkeit ergeben, einen Parallelismus, der so weit geht, dass wir aus dem Bau der Linse einen sicheren Schluss auf die Fluggeschwindigkeit zu ziehen vermögen[1]. Obwohl

[1] Nach dem Erscheinen des zweiten Theiles dieser Arbeit (Linse der Reptilien und Vögel) wurde ich durch die Freundlichkeit H. E. Ziegler's auf seinen interessanten Aufsatz über »die Geschwindigkeit der Brieftauben« in den Zool.

wir das Detail der Funktion des Ringwulstes nicht kennen, so haben wir doch allen Grund, ihn für ein Accommodationsorgan der Linse zu halten. — Den Vögeln reihen sich — zwar nicht, was die absolute, wohl aber, was die relative Geschwindigkeit betrifft, die Reptilien an, und nun treffen wir auch bei ihnen einen Ringwulst, der je nach der verschiedenen Schnelligkeit der Bewegung, also wohl wieder je nach der verschiedenen Geschwindigkeit der Accommodation, verschieden stark entwickelt ist. Die scheinbare Ausnahme, die das Chamäleon macht, hat sich uns aus der Schnelligkeit seiner Beute und der Eigenthümlichkeit seiner Lebensweise erklärt.

Aber auch Beziehungen zwischen Accommodationsbreite und Bau der Linse haben wir gefunden. Gerade so, wie bei den Vögeln und Reptilien ein Parallelismus besteht zwischen Accommodationsgeschwindigkeit und Stärke des Ringwulstes, besteht bei den Säugethieren ein Parallelismus zwischen Accommodationsbreite einerseits und Anordnung der Radiärlamellen und Form der Faserquerschnitte andererseits. Wir haben gesehen, dass sich die Primaten in Beziehung auf ihre Accommodationsbreite weit über alle anderen Säugethiere erheben und dass sich eben so beträchtliche Differenzen zwischen dem Bau ihrer Linse und dem der Linse der übrigen Säugethiere finden. Auch hier haben wir in den biologischen Momenten den Schlüssel für ein Verständnis dieser Eigenthümlichkeiten gefunden. In der Linse spiegelt sich eben die ganze Lebensweise eines Thieres.

Dieser Satz scheint indessen manchen bekannten Thatsachen zu widersprechen. Ein Frosch springt nach seiner Beute und vermag sie mit ziemlicher Sicherheit zu erhaschen; und doch ist seine Accommodationsbreite — wenn überhaupt hier von einer solchen gesprochen werden kann — und seine Accommodationsgeschwindigkeit nur eine sehr geringe. Ja, Beer spricht den Fröschen die Accommodation geradezu ab. Ihre Linse besitzt keinen Ringwulst, wie ein solcher die Reptilienlinse auszeichnet, und ihre Radiärlamellen und die

Jahrbüchern, Abth. f. Systematik, Geographie und Biologie, X. Bd., 1897, aufmerksam gemacht. Ziegler setzt die mittlere Geschwindigkeit der Brieftauben niedriger an, als dies bisher gewöhnlich geschehen ist, indem er sie auf etwa 66—69 Kilometer in der Stunde veranschlagt. Die Geschwindigkeit der Nebelkrähe berechnet er auf Grund der Angaben H. Gaetke's (Die Vogelwarte Helgoland) zu 150—183 Kilometer in der Stunde. Vgl. außerdem die Angaben über die Geschwindigkeit der Raubvögel, Singvögel, Schwalben und Wildenten. Ich bin erfreut, zwischen diesen Angaben und meinen Befunden betreffs der Stärke des Ringwulstes die vollste Übereinstimmung konstatiren zu können.

Faserquerschnitte derselben sind von großer Regelmäßigkeit. Bei der Beurtheilung derartiger Fälle kommt nun aber der Unterschied zwischen Formensehen und Bewegungsehen in Betracht. Ein Frosch sieht die Bewegung seiner Beute, aber er nimmt ihre Form nicht deutlich wahr. Es hat darauf erst kürzlich BEER mit Recht aufmerksam gemacht. Ich citire die betreffende Stelle in extenso, sammt den Citaten aus BREHM's Thierleben, weil sie einen für uns sehr wichtigen Gegenstand betrifft. »Vielen niederen Thieren — schreibt BEER — ist höchst wahrscheinlich nicht ein solches Formensehen, wie uns mit Hilfe der Fovea centralis gegeben, sondern ihr Sehen ist eher vergleichbar unserem Bewegungsehen mit Hilfe der Netzhautperipherie. Man kann sich durch einen einfachen Versuch überzeugen, wie sicher man einen nicht zu kleinen Gegenstand erhascht, den man in der Peripherie des Gesichtsfeldes baumeln lässt, auch während man accommodationslos in die Ferne blickt; hingegen gelingt es viel schlechter, unter analogen Bedingungen ein kleines ruhendes Objekt, etwa einen in der Peripherie des Gesichtsfeldes in der Wand steckenden Reißnagelkopf mit dem Finger zu treffen. Der erste Versuch gelingt auch einem Presbyopen leicht, und ein solcher kommt überhaupt, so lange es sich nicht um feine Arbeit oder Lesen kleinen Druckes handelt, auch ohne Brillen aus. So kann auch das Fliegenfangen der accommodationslosen Frösche nicht Wunder nehmen, zumal sie fast nur nach Thieren schnappen, die sich bewegen. BREHM sagt z. B. vom Laubfrosch ausdrücklich: »Alle Beute, welche er verzehrt, muss lebendig sein und sich regen; todte oder auch nur regungslose Thiere rührt er nicht an . . .« Vom Teichfrosch: »Wie geistig tiefstehende Geschöpfe insgemein, erkennt er ein lebendes Wesen erst an dessen Bewegung. Er genießt nur selbsterworbene Beute und bloß lebende Thiere; was sich vor ihm nicht bewegt, reizt ihn nicht zum Sprunge. . .« — Das Beispiel vom Frosch ist sehr lehrreich, denn es zeigt, dass Schnelligkeit der Bewegung nicht nothwendig und unter allen Umständen mit einer schnellen Accommodation einhergehen muss. Nur dann, wenn ein Thier während der Bewegung auch genau accommodirt, muss diese Accommodation mit der Fortbewegung gleichen Schritt halten. Von den Schwalben sagt BREHM[1]: »Ihre Jagd geschieht nur im Fluge«; sie müssen also dabei rasch accommodiren. Ein Frosch dagegen sieht seine Beute sich bewegen und springt danach; er accommodirt aber weder vorher, noch während des Sprunges.

[1] A. E. BREHM, Illustr. Thierleben. I. Aufl. Bd. III. p. 628.

Von diesen Gesichtspunkten müssen wir auch die Linse der Säugethiere beurtheilen. Ich muss gestehen, dass ich einigermaßen betroffen war, als ich bei der Untersuchung der Linsen des Pferdes, der Gemse, des Hasen und anderer schnellfüßigen Thiere so ganz und gar nichts finden konnte, was ich mit der Schnelligkeit ihrer Bewegung hätte in Beziehung setzen und woraus ich auf eine entsprechende Schnelligkeit ihrer Accommodation hätte schließen können. Aber dieser Mangel jeglicher Vorrichtung, welche eine schnelle Accommodation ermöglichen könnte, erklärt sich eben daraus, dass diese Thiere bei ihrer Fortbewegung, wenn überhaupt, nur in sehr geringem Grade accommodiren. Mit Ausnahme der Primaten besitzen eben die Säugethiere, um mit HESS und HEINE zu reden, nur »eine ganz rudimentäre Accommodation«. Es ist überhaupt ganz irrig, wenn zuweilen gesagt wird, dass die niederen Säugethiere, vor Allem die jagdbaren Thiere, »besser sehen« als wir. Man muss eben auch hier wieder zwischen Formensehen und Bewegungsehen unterscheiden. In letzterer Hinsicht mögen uns vielleicht manche Säugethiere überlegen sein; in ersterer sind wir und die Affen ihnen sicher sehr weit überlegen. Dies scheint mir schon aus der anatomischen Thatsache hervorzugehen, dass unter den Säugethieren nur der Mensch und die Affen eine Fovea centralis besitzen, dass diese aber allen anderen Säugethieren und also auch den jagdbaren Thieren vollständig fehlt. Die Fovea centralis brauchen wir zum Formensehen, eine bloße Area centralis hat anatomisch und physiologisch wesentlich nur die Bedeutung der Netzhautperipherie[1]. S. EXNER, der uns zuerst auf die Bedeutung der Netzhautperipherie für das Bewegungsehen aufmerksam gemacht hat, sagt: »Rehe kennen den Jäger, so lange er sich ruhig verhält, nicht. Eine Rehgais mit ihrem Jungen weidete einmal eine Viertelstunde lang vor mir, indem sie mich häufig fixirte. Ich saß ganz frei auf einem Baumstrunk, und war ihr offenbar auffallend. Schließlich legte sich das Thier sogar vor mir nieder. Bei meiner ersten leisen Bewegung entfloh es. — Man beobachte eine Katze, wie stumpfsinnig sie für ruhende Objekte ist, und wie scharf sie die geringste Bewegung auffasst[2].«

---

[1] Damit soll natürlich nicht bestritten werden, dass eine Bewegung im Bereiche der Area centralis viel deutlicher gesehen und sicherer abgeschätzt werden kann, als in der Netzhautperipherie.

[2] S. EXNER, Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. 3. Abth. Bd. LXXII, 1875, p. 165. Außerdem: Ders., Ein Ver-

Wenn nun aber die niederen Säugethiere überhaupt nur eine sehr »rudimentäre« Accommodation besitzen, wenn ihr Auge in erster Linie nur auf ein Sehen einer Bewegung eingerichtet ist — wozu sie keiner Accommodation bedürfen —, so werden wir uns nicht wundern, wenn ihre Linse keine Vorrichtung besitzt, welche einen besonders raschen Ablauf der accommodativen Veränderungen ermöglicht. —

Im Anschlusse an diese Erörterungen möchte ich einem Gedanken Raum geben, der mir im Laufe meiner Arbeit aufgestoßen ist und der vielleicht einer Prüfung von Seiten der Physiologen oder Ophthalmologen werth ist. Er betrifft die vielumstrittene Frage nach dem Einfluss der Accommodation auf den intraoculären Druck. Wenn ich, dem keine eigene Erfahrung über diesen Gegenstand zu Gebote steht, mir ein paar Worte darüber erlaube, so geschieht dies lediglich in der Überzeugung, dass eine, von anatomischen Erwägungen ausgehende Beurtheilung eines Vorganges auf keinen Fall von nachtheiligem Einfluss auf den Fortgang unserer physiologischen Kenntnisse sein kann.

Wie Hess und Heine in ihrer neuesten Arbeit[1] über diesen Gegenstand, in der auch die darüber vorliegende Litteratur zusammengetragen ist, bemerken, wird »auf Grund experimenteller Untersuchungen, wie theoretischer Spekulationen auf der einen Seite eine accommodative Drucksteigerung im Auge mit aller Bestimmtheit behauptet, auf der anderen eben so bestimmt in Abrede gestellt«. Sie selbst sind durch ihre sorgfältigen, auf die verschiedenste Weise variirten Versuche zu der Überzeugung gelangt, dass die »Kontraktion des Ciliarmuskels weder bei Hunden und Katzen, noch bei Affen und Vögeln irgend einen messbaren Einfluss auf die Höhe des intraoculären Drukes« hat. Den Anatomen muss dieses Ergebnis im ersten Augenblick etwas befremden, da er nach der ganzen Anordnung des Ciliarmuskels gerade das Gegentheil hätte erwarten sollen. Und doch ist, wie mir scheint, auch vom anatomischen Standpunkte aus kein Grund vorhanden, an der Richtigkeit desselben zu zweifeln. Es brauchen nur Vorrichtungen vorhanden zu sein, welche den intraoculären Druck mit der nöthigen Präcision zu reguliren vermögen. An solche Vorrichtungen hat man auch wiederholt gedacht. So schreibt

---

such über die Netzhautperipherie als Organ zur Wahrnehmung von Bewegungen. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXVIII, 1886, p. 217.

[1] l. s. c.

z. B. FUCHS[1]: »Eine Regulirung des Druckes findet dadurch statt, dass der Abfluss von Augenflüssigkeit durch die Lymphwege (Exkretion) sich entsprechend verändert, so dass Druckschwankungen sofort wieder ausgeglichen werden.« Ich möchte es bezweifeln, dass der Abfluss der Augenflüssigkeit durch die Lymphwege mit solcher Promptheit und Raschheit erfolgen könne, als es zur Regulirung des Druckes nothwendig wäre. Es handelt sich hier um Vorgänge, welche ungemein rasch, in Bruchtheilen von Sekunden, ablaufen; namentlich bei den Vögeln und Reptilien, wo der Accommodationsmuskel aus quergestreiften Fasern besteht, wird der Druck fast blitzartig schnell an- und abschwellen. Ich halte vielmehr in erster Linie die Ciliarfortsätze für Regulatoren des intraoculären Druckes. Bekanntlich wird denselben von vielen Seiten die Funktion der »Sekretion« oder der »Transsudation« des Kammerwassers und der Glaskörperflüssigkeit zugeschrieben. Nun kann aber von einer »Sekretion« schon vom anatomischen Standpunkte aus gar keine Rede sein. Die Zellen, welche secerniren sollen, sind die Epithelzellen der inneren Lamelle der Pars ciliaris retinae. Wie an allen Epithelzellen haben wir auch an ihnen eine freie und eine basale Seite zu unterscheiden. Aus der Entwicklung der Pars ciliaris retinae geht hervor, dass die freie Seite der Zellen dem Tapetum nigrum, die basale dem Glaskörper zugewendet ist. Nun kann aber bekanntlich eine Zelle nur von ihrer freien Seite aus secerniren, nie von ihrer basalen; hier soll es aber gerade umgekehrt sein. Eine »Sekretion« von Seiten dieser Zellen ist also geradezu eine anatomische Unmöglichkeit. Wohl aber muss man eine Transsudation gelten lassen; für eine solche liegen die anatomischen Verhältnisse in der That sehr günstig[2]. Aber trotzdem kann ich in der Transsudation von Augenflüssigkeit zum mindesten nicht die einzige Funktion der Ciliarfortsätze erblicken, und zwar auf Grund der vergleichend-anatomischen Thatsache nicht, dass Kammerwasser und Glaskörper auch bei solchen Thieren vorkommen, denen die Ciliarfortsätze fehlen. Auch sollte man erwarten, dass die Menge der Augenflüssigkeiten in einem bestimmten Verhältnisse zur Ausbildung der Ciliarfortsätze stünde; dies ist aber keineswegs der Fall. Dagegen eignen sich die Ciliar-

---

[1] ERNST FUCHS, Lehrbuch der Augenheilkunde. 6. Aufl. 1897. p. 293.

[2] Vgl. darüber vor Allem: TH. LEBER, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse vom Flüssigkeitswechsel des Auges. MERKEL u. BONNET, Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. IV. 1894. Wiesbaden 1895. Auch LEBER nennt die Ciliarfortsätze das »Sekretionsorgan der intraocularen Flüssigkeit«.

fortsätze in ganz vorzüglicher Weise zu Regulatoren des intraoculären Druckes. Sie bestehen der Hauptsache nach aus Gefäßen und müssen an- und abschwellen, je nachdem der intraoculäre Druck sinkt oder steigt. Sie müssen abschwellen gleichzeitig und in demselben Maße, als bei der Kontraktion des Ciliarmuskels der intraoculäre Druck steigt, und sie müssen anschwellen, sowie der Ciliarmuskel erschlafft und im Zusammenhange damit der intraoculäre Druck sinkt.

Mit dieser Auffassung stehen die vergleichend-anatomischen Thatsachen im vollen Einklang. Schon die Thatsache, dass die Ciliarfortsätze sich in nächster Nähe des Ciliarmuskels finden, möchte ich im Sinne einer funktionellen Beziehung zwischen beiden deuten. Namentlich fällt aber in die Wagschale, dass, allem Anscheine nach, die Existenz der Ciliarfortsätze an die Existenz eines Ciliarmuskels gebunden erscheint. Bei den Fischen scheinen sie zu fehlen[1]. Erst bei den urodelen Amphibien beginnen sie, allerdings noch ganz schwach, aufzutreten; viel besser sind sie bei den Anuren entwickelt. Noch stärker ausgebildet sind sie bei der Mehrzahl der Reptilien und am stärksten wohl bei den Vögeln; hier treten sie zuweilen in großer Ausdehnung direkt an den Äquator der Linse heran. Übrigens würde man fehl gehen, wenn man annehmen wollte, dass sie um so zahlreicher und stärker entwickelt sein müssten, je größer die Accommodationsbreite ist. Wir wissen vielmehr, dass ihre Ausbildung mit der Accommodationsbreite nicht gleichen Schritt hält. Beim Menschen beträgt ihre Zahl durchschnittlich 70 (Schwalbe); beim Seehund zählte Eschricht etwa 100; und auch bei den Hausthieren ist ihre Zahl durchschnittlich größer als beim Menschen. So zählte Koschel[2] beim Pferd 120—124, beim Rind 108—110, beim Schaf 96, beim Schwein 78—81, bei der Katze 76, bei großen Hunden 70—80, bei kleinen endlich 83. Es kommen offenbar besondere Momente in Betracht, welche die Zahl und Größe der Ciliarfortsätze beeinflussen. Sie müssen um so stärker entwickelt sein, je größer, starrer, unnachgiebiger, je weniger elastisch die Linse ist. Eine kleine, sehr elastische Linse, wie die des Menschen und der Affen, wird auf eine Kontraktion des Ciliarmuskels schneller und leichter antworten, als eine große, verhältnismäßig starre Linse, wie die des Kaninchens oder Hundes.

[1] Man darf natürlich nicht jede Falte der Ciliargegend für einen Ciliarfortsatz halten. Es wird daher auch erst eine genauere histologische Untersuchung zu zeigen haben, ob die von Cuvier und Anderen bei Selachiern gesehenen Falten den Bau von Ciliarfortsätzen haben.

[2] l. s. c. — Eschricht ist nach Leuckart citirt.

Je stärker sich der Ciliarmuskel kontrahiren muss, um eine Wirkung von bestimmter Größe zu erzielen, um so mehr muss bei der Accommodation der intraoculäre Druck steigen, um so besser entwickelt, um so größer und zahlreicher müssen daher auch die, zur Regulirung dieses Druckes dienenden Ciliarfortsätze sein. So erklärt es sich, dass bei den meisten niederen Säugethieren, obwohl ihre Accommodationsbreite eine geringe ist, doch die Zahl der Ciliarfortsätze eine größere ist als beim Menschen. Man wird also bei der Beurtheilung der uns beschäftigenden Frage stets auch die Größe und Elasticität der Linse im Auge zu behalten haben.

Es wurde früher erwähnt, dass die Accommodation bei den Schlangen in anderer Weise erfolgt, als bei den übrigen Reptilien. Nun fehlt denselben, wie BEER[1] angiebt, der Ciliarmuskel und, wie schon CUVIER[2] gefunden und später LEUCKART[3] bestätigt hat, fehlen ihnen auch die Ciliarfortsätze. Allerdings muss ich erwähnen, dass BEER auf einem Meridionalschnitt durch die Ciliargegend einer Schlange (Coelopeltis?) einen, allerdings nur sehr niedrigen und plumpen Ciliarfortsatz zeichnet. Aber wir wissen, dass z. B. auch der Maulwurf rudimentäre Ciliarfortsätze besitzt, obwohl ihnen auf keinen Fall noch eine funktionelle Bedeutung zukommen kann. Überhaupt wird jeder einzelne Fall, welcher der Annahme zu widersprechen scheint, dass die Ausbildung der Ciliarfortsätze bis zu einem gewissen Grade derjenigen des Ciliarmuskels gleichen Schritt hält, noch speciell geprüft werden müssen. Als Beispiel hierfür führe ich Folgendes an. HEINRICH MÜLLER[4] giebt an, dass dem Chamäleon die Ciliarfortsätze fehlen. »Statt solcher« sagt MÜLLER, »sind nur kleine warzige Unebenheiten und, weiter vorn, ganz schwache, meridional gestellte Leistchen vorhanden, welche jenen Namen kaum verdienen.« Nun finde ich allerdings, dass eigentliche Ciliarfortsätze beim Chamäleon fehlen; aber ich sehe in der Ciliargegend einen ringförmig die Linse umgebenden Wulst, von dem man sich ganz wohl vorstellen kann, dass er funktionell den Ciliarfortsätzen entspreche. Er könnte geradezu als aus der Verschmelzung von Ciliarfortsätzen entstanden

---

[1] l. c.

[2] G. CUVIER, Vorlesungen über vergl. Anatomie. 2. Theil. Übersetzt von J. F. MECKEL. Leipzig 1809. p. 384.

[3] R. LEUCKART, Organologie des Auges. GRAEFE-SAEMISCH, Handbuch d. ges. Augenheilkunde. Bd. I. 1874.

[4] HEINR. MÜLLER, Über das Auge des Chamäleon. Gesammelte Schriften, herausgeg. von O. BECKER. Bd. I. Leipzig 1872.

angesehen werden. Übrigens wird die Ciliargegend des Chamäleon, wie auch jene der Eidechsen, noch genauer untersucht werden müssen.

Nun ist es in hohem Grade auffallend, dass gerade bei jenen Thieren, welche sich durch eine besonders schnelle Accommodation auszeichnen und bei welchen, im Zusammenhange damit, der Ciliarmuskel aus quergestreiften Fasern besteht, also bei den Reptilien und Vögeln, noch ein zweites Gebilde vorhanden ist, das in den Glaskörper vorspringt und sich durch einen ähnlichen Gefäßreichthum auszeichnet, wie die Ciliarfortsätze. Ich meine den Fächer oder Pecten. Es ist vielleicht nicht ganz zufällig, dass ich ihn unter den Sauriern gerade bei jenen von besonderer Größe gefunden habe, bei welchen der Ringwulst der Linse am stärksten entwickelt ist: beim Scheltopusik und Chamäleon. Beim ersteren stellt er einen stiftähnlichen Fortsatz vor, der vom Opticuseintritt in den Glaskörper eindringt, beim Chamäleon ein dreieckiges, lanzettförmiges Blättchen. Bekanntlich erreicht er aber erst bei den Vögeln eine mächtigere Ausbildung. Es wäre von Interesse zu untersuchen, ob und welche Beziehungen zwischen der Ausbildung dieses Fächers und der Entwicklung des Ringwulstes bestehen.

Über die funktionelle Bedeutung desselben sind bekanntlich zahlreiche Vermuthungen aufgestellt worden. LEUCKART[1] hat ihn mit der Ernährung der Linse und des Glaskörpers in Zusammenhang gebracht. SCHLEICH[2] hat kürzlich die Vermuthung ausgesprochen, dass er eine Trennung der Gesichtsfelder für den monocularen und den binocularen Sehakt bewirke, eine Vermuthung, die, wie mir scheint, schon desshalb nicht das Richtige treffen kann, weil er sich auch dann findet, wenn nur eine Fovea vorhanden ist.

Der außerordentliche Gefäßreichthum des Fächers hat mich auf den Gedanken gebracht, ob derselbe nicht ähnlich, wie die Ciliarfortsätze, ein Regulator des intraoculären Druckes sein könnte. Es wäre denkbar, dass bei den Reptilien und namentlich bei den Vögeln, deren Accommodation so außerordentlich rasch erfolgt, die Ciliarfortsätze allein nicht mehr genügen, um die Schwankungen des intraoculären Druckes, welche den Accommodationsvorgang begleiten, mit der nöthigen Schnelligkeit und Präcision auszugleichen.

Ob in der That die Ciliarfortsätze und der Fächer die Bedeutung von Regulatoren des intraoculären Druckes haben, wird natür-

[1] l. c.

[2] GUSTAV SCHLEICH, Das Sehvermögen der höheren Thiere. Antrittsrede bei Übernahme der Professur der Augenheilk. zu Tübingen. 1896.

lich nur das Experiment entscheiden können. Ich wollte damit keine Theorie, auch nicht einmal eine Hypothese, sondern nur eine Vermuthung aussprechen, zu welcher die anatomischen Thatsachen Raum geben. Ich denke mir die Prüfung dieser Vermuthung nicht sehr schwierig. Das An- und Abschwellen des Fächers im Vogelauge wird sich, wenn es überhaupt stattfindet, ophthalmoskopisch leicht nachweisen lassen und die Veränderungen der Ciliarfortsätze dürften vielleicht an albinotischen Augen zu beobachten sein. Ein bloßes Vorrücken der Ciliarfortsätze bei Reizung des Ciliarmuskels beweist natürlich noch kein Anschwellen. Natürlich wird man gut thun, die Versuchsanordnung so zu treffen, wie dies von Hess und Heine geschehen ist. — Vielleicht erklären sich manche Widersprüche bezüglich des Verhaltens des intraoculären Druckes bei der Accommodation aus der nicht immer ganz rationellen Versuchsanordnung. Als einen Umstand, der für meine Vermuthung zu sprechen scheint, möchte ich anführen, dass man zuweilen eine Drucksteigerung gefunden hat, wenn man an exstirpirten Augen den Ciliarmuskel reizte; hier fällt eben die Regulirung von Seiten der außer Cirkulation gesetzten Ciliarfortsätze weg.

Die anatomischen Verhältnisse sind meiner Vermuthung entschieden günstig. Wie wir durch die ausgezeichneten Untersuchungen Leber's über die Cirkulationsverhältnisse des Auges wissen, treten die Arterien, welche die Ciliarfortsätze versorgen, zwischen den Bündeln des Ciliarmuskels hindurch. Wenn sich diese kontrahiren, so müssen sie, wie alle Muskeln, kürzer und dicker werden, sie müssen also die Arterien komprimiren und das Einströmen des Blutes in die Ciliarfortsätze hindern oder erschweren. Da gleichzeitig der Abfluss des venösen Blutes ungehindert erfolgen kann, so müssen die Ciliarfortsätze bei der Kontraktion des Ciliarmuskels und der dadurch bewirkten Steigerung des intraoculären Druckes abschwellen, im entgegengesetzten Falle aber anschwellen. Es hat darauf schon Leber in der Besprechung der von Coccius mitgetheilten Ergebnisse über das Anschwellen der Ciliarfortsätze bei der Accommodation für die Nähe hingewiesen. Während aber Coccius ein Anschwellen der Ciliarfortsätze wahrgenommen zu haben glaubte, ist O. Becker bei seinen Beobachtungen an iridektomirten Augen zu dem genau entgegengesetzten Resultate gelangt. Hier werden also nur neue Untersuchungen Klarheit bringen können[1]. —

[1] Th. Leber, Die Cirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges.

Aber nicht bloß in physiologischer und in allgemein biologischer Hinsicht ist die neue Lehre vom Bau der Linse von Interesse; auch die Pathologie wird sich ihrem Einfluss nicht entziehen können. Viele Erfahrungen der Kliniker, die bisher keine oder nur eine gezwungene und ungenügende Erklärung fanden, werden durch sie ins volle Licht gestellt. Ich erwähne u. A. die Thatsache, dass bei der Cataracta senilis incipiens die Form der Trübung »am häufigsten die von Sektoren ist, deren Basis dem Linsenrande, deren Spitze den Linsenpolen zugewendet ist«. Ich erwähne ferner die sogenannten Reiterchen, jene kleinen, undurchsichtigen Zacken, welche vom Rand eines Schichtstaars »gleich den Handhaben am Steuerrade eines Dampfschiffes« (FUCHS) in die durchsichtige Peripherie hineinragen. Es braucht wohl nicht erst betont zu werden, dass die Form eines Schichtstaars nicht etwa im Sinne der alten Lehre vom Aufbau der Linse aus koncentrischen Schichten gedeutet werden darf, sondern dass sie ungezwungen in den Rahmen der neuen Lehre hineinpasst. Wenn die Ernährung der Linse in einem bestimmten Stadium ihrer Entwicklung daniederliegt und sich während dieser Zeit nur trübe Fasern bilden, so werden diese eben auch nur Bestandtheile von radiären Lamellen bilden; da aber die gleichaltrigen Fasern aller radiären Lamellen getrübt sind, so werden sie in ihrer Gesammtheit eine trübe Schicht bilden. Auch gewisse Eigenthümlichkeiten der vorderen und hinteren Corticalcataracta lassen sich in durchaus befriedigender Weise erklären. — Übrigens überlasse ich es den Pathologen, die Konsequenzen aus der neuen Lehre zu ziehen. —

Zum Schlusse will ich noch ein paar Betrachtungen über einige neue Probleme der vergleichenden Histologie folgen lassen. Sie betreffen die Fragen nach der Lage, Zahl und Größe der Zellen eines thierischen Organismus. Nicht als ob ich zu diesen Betrachtungen erst durch meine Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Linse angeregt worden wäre: ich bin dazu vielmehr schon vor länger als zwanzig Jahren durch die histologischen Untersuchungen, mit welchen ich damals in BRÜCKE's Laboratorium beschäftigt war, geführt worden, und habe auch zu jener Zeit einen Vortrag über diesen Gegenstand im physiologischen Klub in Wien gehalten. Seither habe ich diese Probleme nie aus dem Auge verloren; nur wusste ich ihnen im Detail nicht beizukommen und habe

GRAEFE-SAEMISCH, Handbuch der ges. Augenheilkunde. Bd. I. 1874. Vgl. p. 360—361.

es daher unterlassen, darüber etwas mitzutheilen. Meine Arbeiten über die Linse haben mich wieder auf dieselben zurückgeführt; ich glaube hier ein Organ gefunden zu haben, an welches sich die Erörterungen anknüpfen lassen. Die Linse ist eben ein in histologischer Beziehung ganz einzig dastehender Körper: vollkommen abgeschlossen gegen die Umgebung, ohne Gefäße, Nerven und Bindegewebe, ein rein ektodermales Organ, von einer in vielen Fällen geradezu mathematisch regelmäßigen Form. — Übrigens will ich auch heute die erwähnten Probleme nicht in ihrem vollen Umfange aufrollen, sondern nur die Wege zu weisen versuchen, auf denen sie einer Lösung entgegengeführt werden können.

Die erste Frage lautet: Ist die Lage der Zellen eine bestimmte?

In meinem, auf der dritten Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Berlin im Jahre 1889 gehaltenen Vortrag über die Principien der Histologie[1] und dann später im Anschluss an einen von Martin Heidenhain auf der zehnten Versammlung gehaltenen Vortrag über »das Spannungsgesetz der centrirten Systeme«[2] habe ich die Ansicht ausgesprochen, dass die Zelle ein polar-differenzirter, bilateral-symmetrischer Organismus sei. Sowohl die Polarität, als die bilaterale Symmetrie sind bestritten worden. Gegen die Polarität und gegen meine Zellachse hat sich namentlich Heidenhain in seiner umfangreichen Arbeit über die Centralkörper[3] eingehend ausgelassen. Die »organische Achse der Zelle«, wie er sie nennt, soll durch eine Linie gegeben sein, welche die Mitte des Mikrocentrums mit der Mitte des Zellkerns verbindet. Heidenhain übersieht aber dabei, dass die Richtung einer Achse eines organischen Körpers nicht dadurch gefunden wird, dass man die Mittelpunkte zweier Organe verbindet, sondern dass eine Achse eine ideelle Linie vorstellt, deren Lage durch die Gesammtorganisation des Körpers gegeben ist. Heidenhain verbindet zwei Organe der Zelle, das Mikrocentrum und den Zellkern, mit einander und nennt diese Linie die organische Achse[4]; ich dagegen richte mich nach der Gesammt-

[1] Über die Principien der Histologie. Verh. d. anat. Gesellsch. Berlin 1889.

[2] Verh. d. anat. Gesellsch. Berlin 1896.

[3] Martin Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XLIII. 1894.

[4] Flemming hat noch eine andere Zellachse unterschieden, nämlich »eine verlängert gedachte Linie, die die beiden Centralkörper mit einander verbindet«. »Sie kann durchaus beliebig liegen, sowohl in Bezug auf die Gestalt der Zelle und die Massenvertheilung von deren Protoplasma, als in Bezug auf den Kern.«

organisation der Zelle, indem ich freie und basale Seite mit einander verbinde. Ich unterscheide diese beiden Seiten, weil ich finde, dass sich alle Zellen in Beziehung auf ihre Organisation auf Epithelzellen zurückführen lassen, dass sie aus Epithelzellen hervorgehen und dass während ihres ganzen Lebens der typische Unterschied zwischen diesen beiden Seiten erhalten bleibt.

Wie sehr die Auffassung HEIDENHAIN's den Principien der Promorphologie widerspricht, ersieht man daraus, dass sie sofort zu Widersinnigkeiten führt, wenn man sie auf Individuen höherer Ordnung, etwa auf Personen, anzuwenden sucht. Es wird wohl kaum einem ernstlichen Widerspruch begegnen, wenn ich z. B. beim Menschen die Hauptachse vom Scheitel zum Steiß ziehe; ich richte mich dabei nach der Gesammtorganisation des Körpers und verbinde nicht zwei Organe mit einander, sondern zwei Körperregionen. Wollte man nach den Principien vorgehen, denen HEIDENHAIN gefolgt ist, so müsste man etwa die Mitte des Gehirns mit der Mitte des Afters verbinden. Es kann wohl nicht zweifelhaft sein, welche Auffassung den Vorzug verdient. — So sehr sich aber auch meine Zellachse im Principe von derjenigen HEIDENHAIN's unterscheidet, so fällt sie doch thatsächlich oft mit ihr zusammen oder weicht wenigstens nicht sehr von ihr ab. HEIDENHAIN hat gefunden[1], dass die Centralkörper in Epithelien stets an der freien Seite der Zellen liegen, und da sich andererseits die Kerne meistens an der basalen finden, so stimmt seine Achse in Beziehung auf ihre Richtung in der Hauptsache mit meiner überein.

In der erwähnten Entdeckung HEIDENHAIN's erblicke ich einen großen Fortschritt unserer Kenntnisse vom feineren Bau der Zellen. Wie wichtig dieselbe ist, wird sich erst zeigen, wenn man sie in ihren Konsequenzen weiter verfolgt und namentlich bei der Untersuchung der Entwicklung der Gewebe auf die Lage der Centrosomen achtet. Es wird sich dann auch zeigen, ob meine in den »Principien der Histologie« zum Ausdrucke gebrachte Überzeugung, dass freie

Da FLEMMING selbst seiner Zellachse »nach der Entdeckung HEIDENHAIN's von der oftmaligen Drei- und Vierfachheit der Centralkörper keinen besonderen Werth mehr beilegen kann«, so will ich auf eine Kritik derselben verzichten. (Vgl. FLEMMING, Morphologie der Zelle. In: MERKEL u. BONNET, Ergebn. der Anat. u. Entw. Bd. VII. Litteratur 1897.

[1] MARTIN HEIDENHAIN, Über die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältnis zum Spannungsgesetz. SCHWALBE, Morphol. Arbeiten. Bd. VII. 1897.

und basale Seite der Zellen in ihrer typischen Verschiedenheit stets erhalten bleiben, richtig ist.

Ich sehe in den Untersuchungen Heidenhain's, deren Werth ich unumwunden anerkenne, wenn ich mich auch mit seinen Schlussfolgerungen nicht einverstanden erklären kann, eine sehr willkommene Stütze für meine Auffassung vom Bau der Zelle.

Heidenhain[1] hat sich auch, obgleich weniger entschieden, gegen die Annahme einer bilateralen Symmetrie der Zelle ausgesprochen. Zu dieser Anschauung bin ich vor Allem durch meine Studien über Zelltheilung gelangt. Ich habe mich gefragt: Warum theilt sich eine Zelle nicht in beliebig viele Stücke, warum nicht heute in zwei, morgen in drei, ein andermal in sechs oder zehn? Gerade über Erscheinungen, welche wir täglich unter unseren Augen ablaufen sehen, glauben wir meistens gar nicht nachdenken zu müssen; wir sind an sie gewöhnt und sie erscheinen uns daher ganz selbstverständlich. Und doch ist es nichts weniger als selbstverständlich, dass sich eine Zelle unter normalen Umständen immer nur in zwei Zellen theilt. Die Thatsache wird aber verständlich, wenn man annimmt, dass die Fäden der Filarmasse oder die Gerüstbalken des Zellleibes oder, wie wir uns sonst ausdrücken wollen, von zwei Seiten her in gleicher Stärke an das Centrosoma angreifen. Bei dieser Anordnung wird es verständlich, warum sie, wenn sie sich kontrahiren, das Centrosoma nach zwei Richtungen aus einander ziehen und damit auch die Zweitheilung des Zellkerns einleiten. Den Grund der Zweitheilung sehe ich also in der Organisation der Zelle; diese Organisation kann, wenn sie eine Zweitheilung bewirken soll, nur eine bilateral-symmetrische sein. Wird die bilaterale Symmetrie gestört, greifen die Gerüstbalken nicht mehr von zwei, sondern von drei oder mehr Seiten in gleicher Stärke an das Centrosoma an, so werden sogenannte pluripolare Theilungsfiguren die nothwendige Folge sein.

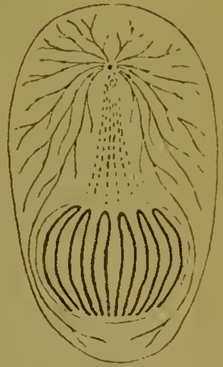
Auch Roux[2] hat sich gegen die Annahme einer bilateralen Symmetrie der Zelle ausgesprochen. Er hat gesagt: »Es ist nicht richtig, dass nur zur Theilungsfläche in ihrem Protoplasmatheil bilateral-symmetrisch gestaltete Zellen selbsttheilungsfähig wären; das geht schon aus der Bildung der Mikromeren und der Richtungskörper hervor und hat auch theoretisch keine Unterlagen.« Was hier die Richtungskörper zu thun haben, ist mir ganz unverständlich, man müsste sie

[1] Vgl. die Diskussion zu seinem, im Jahre 1896 in Berlin gehaltenen Vortrag über »ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme«.

[2] Vgl. dieselbe Diskussion.

denn für Gebilde halten, die den Mikromeren verwandt wären; was aber die Bildung der Mikromeren betrifft, so widerspricht dieselbe, wie kürzlich FISCHEL[1] in einer Kontroverse mit H. E. ZIEGLER gezeigt hat, auch nicht im allergeringsten der Annahme einer bilateralen Symmetrie. Diese hat vielmehr gerade durch die »entwicklungsmechanischen« Arbeiten der letzten Jahre immer mehr an Festigkeit gewonnen. So ist FISCHEL auf Grund seiner experimentellen Untersuchungen am Ctenophorenei zu der Überzeugung gekommen, dass wir den Eitheilchen, eben so wie den Elementen aller Zellen »ein allgemeines Gerichtetsein« zuschreiben müssen, »und zwar im Sinne einer Polarität und Bilateralität«.

Ich habe daher keinen Grund, an meiner Auffassung des Baues der Zelle etwas zu ändern, sondern darf vielmehr hoffen, dass sie sich immer mehr Bahn brechen wird. Dagegen muss ich an meinem Schema der Zelle[2], den neueren Erfahrungen Rechnung tragend, eine kleine Modifikation anbringen. Ich entwerfe jetzt das in nebenstehender Figur zum Ausdrucke gebrachte Schema (Textfig. 128).


Textfig. 128.

Im Anschluss daran will ich ein paar Worte über die Promorphologie der Zelle einfügen[3]. Nach dem früher Gesagten halte ich die Zelle für einen bilateral symmetrischen, polardifferenzirten Organismus. Ich unterscheide an ihr drei auf einander senkrecht stehende Achsen: die Hauptachse, welche die freie Seite mit der basalen verbindet, ist ungleichpolig, die beiden Nebenachsen sind gleichpolig. Als stereometrische Grundform würden wir eine rhombische Doppelpyramide mit heteropoler Hauptachse ansehen können. Diese Form können wir uns aus zwei einfachen rhom-

---

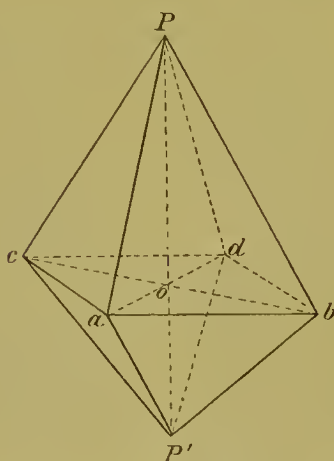
[1] ALFRED FISCHEL, Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Fortsetzung.) Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. VII. 1898.

[2] C. RABL, Über Zelltheilung. Briefliche Mittheilung an v. KÖLLIKER. Anat. Anz. 4. Jahrg. 1889.

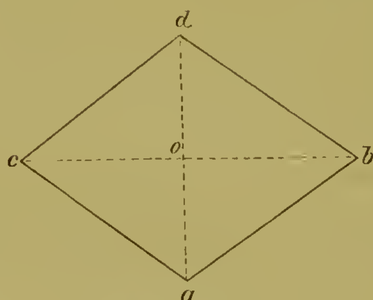
[3] HAECKEL hat den Begriff der Promorphologie folgendermaßen definirt: »Die Promorphologie oder Grundformenlehre der Organismen ist die gesammte Wissenschaft von der äußeren Form der organischen Individuen, und von der stereometrischen Grundform, welche derselben zu Grunde liegt und auf deren Erkenntnis durch Abstraktion sich jede wissenschaftliche Darstellung einer organischen Form stützen muss.« Was mich betrifft, so lege ich in der Promorphologie, wie in der Morphologie überhaupt, weniger Nachdruck auf die »äußere Form«, als auf die innere Organisation. (E. HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. I. Allgemeine Anatomie. 1866.)

bischen Pyramiden von gleicher Grundfläche, aber von verschiedener Höhe zusammengesetzt denken. Die nebenstehende Figur (Textfig. 129) würde uns eine solche Form vor Augen führen[1]. Sie ist aus den einfachen Pyramiden *abcdP* und *abcdP'* zusammengesetzt. Die Hauptachse *PP'* ist ungleichpolig, die durch die rhombische Grundfläche *abcd* (Textfig. 130) gezogenen Nebenachsen sind unter einander verschieden, aber beide gleichpolig.

Nun muss ich aber das Gesagte gleich einschränken, indem ich bemerke, dass von allen Eigenthümlichkeiten der stereometrischen Grundform einer Zelle nur die Ungleichpoligkeit der Hauptachse und die Gleichpoligkeit der Nebenachsen wesentlich und unveränderlich



Textfig. 129.



Textfig. 130.

sind. Zunächst kann die gegenseitige Länge der Achsen eine sehr verschiedene sein. In einer Cylinderepithelzelle übertrifft die Hauptachse an Länge mehr oder weniger beträchtlich die Nebenachsen; umgekehrt sind in einer Plattenzelle die Nebenachsen viel länger als die Hauptachse. Ferner kann eine Zelle in der Richtung einer der beiden Nebenachsen mehr oder weniger in die Länge wachsen. Diesen Fall sehen wir z. B. bei den Muskelzellen realisirt. Wie ich in meiner »Theorie des Mesoderms« gezeigt habe[2], entwickeln sich

---

[1] Ich könnte auch die halbe oder einfache rhombische Pyramide als stereometrische Grundform wählen. Auch sie hat eine heteropole Hauptachse. Ich ziehe aber eine heteropole Doppelpyramide vor, obwohl ich weiß, dass sie in der Natur unter den Krystallformen nicht realisirt ist.

[2] C. Rabl, Theorie des Mesoderms. I. p. 127 ff. Hinsichtlich der Differenzirung der Visceralmuskulatur vgl. meinen Vortrag über die Principien der Histologie.

die Muskelfasern der Seitenrumpfmuskulatur aus den Zellen der medialen Lamelle des Urwirbels in der Weise, dass zunächst bloß an der basalen Seite der zu dieser Zeit noch rein epithelialen Zellen Muskelfibrillen zur Ausbildung kommen. Diese Muskelfibrillen verlaufen also senkrecht auf die Richtung der Hauptachse; sie folgen in ihrem Verlaufe einer der beiden Nebenachsen. In der Richtung der Fibrillen, also in der Richtung der betreffenden Nebenachse, wachsen nun die Zellen mehr und mehr in die Länge. Hier übertrifft also eine Nebenachse in Beziehung auf ihre Länge weitaus die beiden anderen Achsen. Dasselbe, was von den aus den Urwirbeln sich entwickelnden Fasern der Seitenrumpfmuskeln gilt, gilt auch von den Fasern der aus den Seitenplatten entstehenden visceralen Muskeln. Auch hier bilden sich die Fibrillen an der basalen Seite der Zellen, und auch hier wachsen diese in der Richtung einer der beiden Nebenachsen in die Länge. — Ein zweites Beispiel für das Auswachsen der Zellen in der Richtung einer Nebenachse bieten uns die Zellen des fibrillären Bindegewebes. Wie bei der Entwicklung der Muskelfasern bilden sich auch hier die Fibrillen an der basalen Seite[1] und folgen in ihrem Verlaufe einer der beiden Nebenachsen. Es können sich aber auch in der Richtung der anderen Nebenachse Fibrillen ausbilden. Dies sehen wir z. B. in den Lamellen der Cornea, wo innerhalb einer Schicht die Fibrillen sich in rechten Winkeln kreuzen; dies sehen wir auch in der Cutis des Amphioxus, der Cyclostomen, der Selachier und der Amphibien. Überall treffen wir Fibrillen, die sich in rechten Winkeln kreuzen; die Fibrillen folgen der Richtung der beiden Nebenachsen. Sekundär kann es dann wohl auch zu einer Verschiebung kommen, so dass die Fibrillen nicht mehr genau rechte, sondern mehr oder weniger spitze Winkel einschließen. Ähnliche Bilder von sich kreuzenden Fibrillen sieht man bekanntlich auch in der Substanz der Knochenlamellen.

Alle diese Thatsachen weisen darauf hin, dass der Differenzirung der Zellen ein ganz festes Achsenverhältnis zu Grunde liegt.

Ganz anders als beim Muskelgewebe und den Geweben der Bindesubstanzen geht die Differenzirung der Zellen bei der Entwicklung des Nervengewebes vor sich. Aber auch hier lässt die Art, wie sie erfolgt, auf ein ganz festes Achsenverhältnis schließen. Während beim Muskel- und Bindegewebe die Differenzirung in der Richtung

[1] Vgl. den citirten Vortrag. Keiner der Autoren, die sich später mit der Entwicklung des fibrillären Bindegewebes beschäftigt haben, hat auf diese principiell sehr wichtige Frage geachtet.

einer oder beider Nebenachsen erfolgt, geht sie beim Nervengewebe in der Richtung der Hauptachse vor sich. Es gilt dies sowohl von jenen Zellen, welche später die Neuroglia aufbauen, wie von den eigentlichen nervösen Elementen. Wenn sich eine ursprünglich epitheliale Zelle des Medullarrohres zu einer Nervenzelle umbildet, so wächst sie an der basalen Seite zu einem langen Achsencylinderfortsatz aus, während sie sonst nur Protoplasmafortsätze treibt. Wir können sagen, die Zelle wachse in der Richtung der Hauptachse in die Länge. Hier ist also die Wachsthumsrichtung der Zellen eine ganz andere als im Muskel- und Bindegewebe.

Es ließen sich noch leicht zahlreiche andere Beispiele aus der Entwicklungsgeschichte anführen, aus denen hervorgeht, dass der Differenzirung der Zellen ein ganz bestimmtes Achsenverhältnis zu Grunde liegt. Das Gesagte mag aber genügen, um zu zeigen, dass der längste Durchmesser einer Zelle durchaus nicht die promorphologische Hauptachse zu sein braucht, dass vielmehr im Gegentheil eine Nebenachse an Länge die Hauptachse sehr bedeutend übertreffen kann.

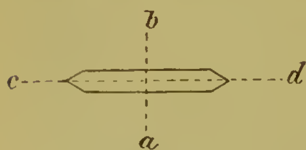
Was nun die Frage nach der Orientirung der Zellen, nach der Stellung, welche ihre Achsen in den verschiedenen Geweben und Organen des Körpers einnehmen, betrifft, so wird wohl hinsichtlich der Linse Niemand daran zweifeln, dass ihre Zellen eine ganz gesetzmäßige, in der Grundform und Bedeutung des Organs begründete Lage haben. Die Hauptachse steht in den Zellen des Linsenepithels, wie in Epithelzellen überhaupt, senkrecht auf der Oberfläche; die Stellung der Nebenachsen ist aus der äußeren Form der Zellen so lange nicht mit Sicherheit zu entnehmen, als die Zellen in der Richtung dieser Achsen keine Differenzirung erfahren. Sowie sie sich aber zur Differenzirung anschicken, also schon an der Grenze des Linsenepithels, ist auch die Stellung der Nebenachsen sofort deutlich markirt. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass innerhalb der meridionalen Reihen die eine Nebenachse meridional, die andere äquatorial verläuft. Die Polarität ist an den Zellen des Linsenepithels schon dadurch unverkennbar zum Ausdruck gebracht, dass sie an dem basalen Pol die Linsenkapsel zur Ausbildung bringen; aber auch in der Lage der Kerne giebt sich dieselbe, wenn die Zellen höher werden, deutlich zu erkennen. Ganz besonders aber tritt sie dann in die Erscheinung, wenn die Zellen eine weitere Differenzirung erfahren, wie vor Allem bei der Bildung des Ringwulstes der Reptilien und Vögel. Freier und basaler Pol sind hier stets typisch und in sehr charakteristischer Weise von einander verschieden. — An

der Epithelgrenze ändert sich die Stellung der Hauptachse, sie neigt sich gegen die Oberfläche und krümmt sich schließlich so, dass sie ihre Konkavität der Linsenachse zukehrt. — Dass auch die Linsenfasern polar-differenzirte Zellen sind, hat uns die Entwicklung derselben ganz unzweideutig gelehrt. Die Polarität giebt sich bei ihnen in der verschiedenen Färbbarkeit der beiden Enden der jungen Fasern zu erkennen. Die eigenartige Veränderung, welche das Protoplasma bei der Umwandlung der Zellen zu Linsenfasern erfährt, beginnt, wie bei allen Epithelzellen, an dem freien Pol und schreitet von da gegen den basalen Pol weiter. Wenn die Umwandlung vollzogen ist, also auch den basalen Pol ergriffen hat, scheint die Faser an beiden Enden gleich differenzirt zu sein, und doch ist die Polarität nicht einen Augenblick verloren gegangen. Es liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie etwa bei Pigmentepithelien, wo gleichfalls die Polarität im vollkommen ausgebildeten Zustande ganz oder fast ganz verdeckt sein kann. Sehr lehrreich sind in dieser Beziehung die Bilder, welche das Tapetum nigrum während der Entwicklung zeigt. Wie bekannt, entwickelt sich dasselbe aus dem äußeren Blatte der sekundären Augenblase; von den beiden Flächen dieses Blattes ist jene, welche der Retina zugewendet ist, als freie, die äußere als basale aufzufassen. Wie in allen pigmentirten Epithelien, tritt nun auch in den Zellen des Tapetum nigrum das Pigment zunächst nur an der freien Seite auf; sowie es sich dann mehr anhäuft, schiebt es sich neben dem Kern vorbei gegen die basale Seite, und schließlich erfüllt es mit Ausnahme des Kerns die ganze Zelle. Und doch ist, wie die Erfahrungen an »Dunkel- und Lichtthieren« lehren, auch im entwickelten Zustande die Polarität noch erhalten. Sie kann hier nur mehr aus der Funktion der Zellen erschlossen werden. — Eben so instruktiv sind auch die Bilder, welche man von der inneren Lamelle der Pars ciliaris und Pars iridica retinae auf Meridionalschnitten durch die Augen erwachsener Thiere erhält. Sie lehren gleichfalls, dass die Differenzirung der Zellen genau an die Achsenverhältnisse derselben gebunden ist. Die genannte Lamelle ist ein Theil des inneren Blattes der sekundären Augenblase; ihre freie Seite ist also nach außen gegen das Tapetum nigrum gewendet, ihre basale ist dem Glaskörper, beziehungsweise der hinteren Augenkammer zugekehrt. Die Pigmentirung dieser Lamelle beginnt nun nicht erst an der Iris, setzt auch nicht ganz plötzlich ein, sondern nimmt ganz langsam und allmählich an der vorderen Grenze des Ciliarkörpers den Anfang. Während die Zellen an der Iris vollkommen mit Pig-

ment erfüllt sind und daher die polare Differenzirung ganz verdeckt ist, sieht man dort, wo die Pigmentirung noch nicht so weit fortgeschritten ist und vor Allem dort, wo sie eben erst beginnt, die Pigmentkörnchen ausschließlich an der äußeren Seite der Zellen auftreten. Jeder Kern ist an der dem Tapetum nigrum zugewendeten Seite von einer Pigmentmütze bedeckt. Während also in den den vorderen Theil des Tapetum bildenden Zellen der äußeren Lamelle der Pars ciliaris und Pars iridica retinae das Pigment an der dem Glaskörper zugewendeten Seite auftritt, tritt es in den Zellen der inneren Lamelle an der entgegengesetzten Seite auf, ein Verhalten, welches einzig und allein aus der Polarität der Zellen verständlich wird.

Das Beispiel der Pigmentepithelien lehrt, dass in Folge der für eine bestimmte Zellart charakteristischen Umwandlung des Protoplasmas die polare Differenzirung schließlich ganz verdeckt werden kann, trotzdem die Art und Weise, wie die Differenzirung erfolgt, gar keinen Zweifel an dem Bestehen derselben zulässt.

Die Linsenfasern sind gegen die Achse der Linse centrirt; sie sind dies nicht bloß mit Rücksicht auf die Lage ihrer Hauptachse, sondern auch mit Rücksicht auf die Lage der Nebenachsen. Es tritt dies am deutlichsten an den am höchsten differenzirten Fasern, jenen, welche die radiären Lamellen aufbauen, hervor. Wir können durch den Querschnitt einer jeden Linsenfaser zwei senkrecht auf einander stehende Achsen ziehen (vgl. Textfig. 131), von denen die eine äquatorial, die andere radiär verläuft. Die beiden Achsen sind gleichpolig; sie sind auch meistens von ungleicher Länge. Indessen hat uns der Querschnitt durch die Linsenfasern der Gemse gezeigt, dass die beiden Nebenachsen auch von gleicher Länge sein können. Ferner ist aus dem früher über die jungen Linsenfasern Gesagten hervorgegangen, dass das Längenverhältnis der beiden Nebenachsen an einer und derselben Faser an verschiedenen Stellen ein verschiedenes sein kann. Am hinteren Ende der Faser können die beiden Nebenachsen von gleicher Länge sein, je weiter nach vorn, um so mehr kann sich die radiäre Achse verkürzen, während die äquatoriale unverändert bleibt. Das Wesentliche ist eben die G l e i c h p o l i g k e i t der beiden Nebenachsen, und diese bleibt im ganzen Verlauf der Faser erhalten.



Textfig. 131.

Im Ganzen und Großen dürfen wir also sagen, dass die die Linse aufbauenden Elemente nach der Achse der Linse orientirt sind.

Die Linse bietet besonders einfache, übersichtliche Verhältnisse, da sie ein Organ rein epithelialer Natur ist, in das keine Nerven und Gefäße eindringen und in welchem keine, die einzelnen Zellen von einander trennenden oder sie mit einander verbindenden Elemente vorhanden sind. Wenn wir aber auf die, die schematisch einfache Orientirung störenden Momente Rücksicht nehmen, so finden wir, dass auch in allen anderen Organen des Körpers die Orientirung der Gewebselemente eine ganz gesetzmäßige ist. Denken wir uns, wir hätten es mit irgend einem Hohlorgan, etwa mit einem Stück Darm, zu thun, und wollten an demselben die Orientirung der Zellen studiren. Der Einfachheit halber wollen wir zunächst annehmen, das betreffende Stück Darm wäre ohne Drüsen, ohne Nerven und Gefäße. Wir würden dann finden, dass alle Zellen, welche die Darmwand aufbauen, gegen die Achse des Darmes in bestimmter Weise orientirt sind. Und zwar würde die Hauptachse aller Zellen senkrecht auf der Achse des Darmes stehen. Die die innere Oberfläche bekleidenden Zellen, also die Epithelzellen der Schleimhaut, würden alle mit ihrer Hauptachse senkrecht auf der Oberfläche, also auch senkrecht auf der Achse des Darmes stehen. Dasselbe würde von den äußeren Oberflächenepithelien, den Endothelien der Serosa, gelten. Aber auch die Muskelzellen würden mit ihrer Hauptachse senkrecht auf die Achse des Darmes gestellt sein; da aber diese Muskelzellen nach dem früher Gesagten in der Richtung einer der beiden Nebenachsen die Fibrillen zur Ausbildung gebracht und sich daher in eben dieser Richtung verlängert haben, so würde die längste Achse derselben, welche aber nicht die Hauptachse, sondern eine Nebenachse wäre, entweder quer oder parallel zur Achse des Darmes gestellt sein. Das Bindegewebe, welches die einzelnen Gewebselemente mit einander verbände, müsste sich der Orientirung derselben fügen, müsste also gleichfalls nach der Achse des Darmes orientirt sein.

Nun liegen aber die Verhältnisse in der That nur bei niederen Thieren so einfach, wie wir hier angenommen haben; bei allen höheren kompliciren sie sich durch das Auftreten von Drüsen und das Eindringen von Gefäßen und Nerven. Die Drüsen sind Oberflächenvergrößerungen der inneren Epithelbekleidung, in sie setzt sich das Lumen des Darmes hinein fort, und nun sind die sie zusammensetzenden Zellen mit ihrer Hauptachse senkrecht auf das Lumen der Drüsen, also senkrecht auf die secernirende Oberfläche gestellt. — Größer sind schon die Modifikationen oder Störungen der typischen Orientirung, welche durch die Gefäße hervorgerufen wer-

den. Die Gefäße sind wieder Organe sui generis, in welchen die betreffenden Elemente eine, in der Natur derselben begründete Orientirung zeigen. Auch sie sind Hohlorgane, deren einzelnen Elemente gegen die Achse centrirt sind. Dies gilt von den Endothelien derselben eben so wie von den Muskel- und Bindegewebszellen. Dadurch nun, dass diese Hohlorgane in die Wand eines anderen Hohlorgans, eines Darmstückes, eingeschoben sind, werden die Elemente der Darmwand in ihrer Orientirung beeinflusst und mehr oder weniger gestört. Ähnliches gilt von dem Einfluss, welchen die in den Wänden des Darmes sich verzweigenden Nerven ausüben. So sehen wir, wie mannigfaltig die Faktoren sein können, welche die Orientirung der Zellen eines Organs zu beeinflussen, zu modificiren oder zu stören vermögen.

Was ich hier von einem Stück Darm gezeigt habe, ließe sich mit geringen Änderungen auch von irgend einem anderen Organ, einem Knochen, Muskel etc. zeigen. Immer würde sich herausstellen, dass die Zellen eine ganz bestimmte und gesetzmäßige Lage haben, mit anderen Worten, dass ihre Achsen in bestimmter Weise orientirt sind.

Auch für so komplicirte Organsysteme, wie es das Centralnervensystem ist, ließe sich dieser Beweis erbringen. Auch hier haben wir es mit einem Hohlorgan zu thun, aber einem Hohlorgan, das in seinem proximalen Abschnitt eine sehr weitgehende Komplikation erfahren hat; das Lumen hat sich hier zu einem viel verzweigten Ventrikelsystem umgebildet. Nun besitze ich aber Präparate von jungen Embryonen, namentlich solchen von Amphibien, und hier wieder vor Allem von Necturus, welche keinen Zweifel darüber aufkommen lassen, dass alle das Hirnrohr konstituirenden Elemente in ganz bestimmter Weise orientirt sind; alle sind so gestellt, dass ihre Hauptachse senkrecht gegen die innere Oberfläche gerichtet ist.

Ich habe nicht die Absicht, hier noch weiter ins Detail dieser interessanten Frage einzugehen, sondern begnüge mich für jetzt damit, gezeigt zu haben, dass in der That die Annahme, dass die Lage aller Zellen des Körpers eine durchaus gesetzmäßige und bestimmte sei, volle Berechtigung hat.

Aber nicht bloß die Lage, auch die Zahl der Zellen eines Organismus und seiner Organe ist eine bestimmte; sie ist eine bestimmte innerhalb gewisser Grenzen. Auch hierfür bietet die Linse ein lehrreiches Beispiel. Wir haben gesehen, dass die Zahl der Radiärlamellen bei den verschiedenen Arten eine verschiedene ist,

dass sie aber bei einer und derselben Art innerhalb gewisser Grenzen konstant ist. Da die Radiärlamellen weitaus die Hauptmasse der Linse aufbauen, so dürfen wir daraus schließen, dass dies auch für die Zahl der Linsenfasern und wohl überhaupt für die Zahl aller die Linse zusammensetzenden Elemente. gilt.

So leicht und sicher es gelingt, die Zahl der Radiärlamellen festzustellen, so schwierig ist es, die Zahl der eine Radiärlamelle aufbauenden Fasern auch nur mit annähernder Genauigkeit zu bestimmen. Das einzige sichere Mittel wäre, sie, wie die Radiärlamellen, direkt zu zählen; dabei stößt man aber in den meisten Fällen auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Man ist daher fast immer auf mehr oder weniger zutreffende Schätzungen angewiesen. Bei derartigen Schätzungen bin ich folgendermaßen vorgegangen. Ich habe zunächst den Radius eines Äquatorialschnittes durch eine Linse bestimmt und dann in einer vorher genau gemessenen Strecke einer Radiärlamelle die Fasern gezählt; durch einfache Multiplikation konnte ich nun die Zahl der eine Radiärlamelle zusammensetzenden Fasern finden. Dabei hatte ich aber schon mehrere Fehler gemacht: erstens hatte ich angenommen, jede Radiärlamelle verliefe ungetheilt bis zur Oberfläche, zweitens hatte ich die Thatsache vernachlässigt, dass die Radiärlamellen nicht bis an die Achse der Linse heranreichen, und drittens hatte ich von den Variationen in Beziehung auf die Dicke der Fasern abgesehen. Die Schätzungen mussten also immer ungenau ausfallen. Bis zu einem gewissen Grade würden sich allerdings die Schwierigkeiten überwinden lassen; aber das würde wieder eine Arbeit für sich geben, für welche ich vor der Hand weder die Zeit, noch die Lust aufbringen konnte.

Was für uns von besonderem Interesse ist, ist die Variationsbreite, der wir in Beziehung auf die Zahl der Lamellen begegnen. Freilich reichen auch in dieser Hinsicht meine Zählungen bei Weitem nicht aus, um uns ein sicheres Urtheil zu ermöglichen; immerhin aber lassen sie, wie mir scheint, erkennen, dass die Variationsbreite bei den verschiedenen Thieren eine verschiedene ist. Wir haben vor Allem zwischen absoluter und relativer Variationsbreite zu unterscheiden. Die absolute Variationsbreite ist um so größer, je größer die Zahl der Lamellen ist; dagegen kann die relative Variationsbreite bei kleiner Lamellenzahl größer sein als bei großer. Die absolute Variationsbreite ist daher z. B. bei den Säugethieren, deren Lamellenzahl durchwegs eine sehr große ist, eine sehr viel größere, als bei den Reptilien und Amphibien. Während wir z. B. finden,

dass bei der Katze die Zahl der Lamellen zwischen 3411 und 3623 schwankt, sehen wir beim Salamander, dessen Lamellenzahl eine viel geringere ist, nur Schwankungen zwischen 216 und 224, oder beim Triton zwischen 98 und 103. Einige Fälle mögen genügen, um das Verhältnis zwischen absoluter und relativer Variationsbreite zu illustriren.

	Kleinste Zahl der		Größte Lamellen		Relative Variationsbreite		
Triton	98	:	103	=	100	:	105
Salamander	216	:	224	=	100	:	103
Eidechse	114	:	128	=	100	:	112
Blindschleiche . . .	93	:	102	=	100	:	109
Eichhörnchen . . .	1286	:	1332	=	100	:	103
Schwein	2503	:	2722	=	100	:	108
Katze	3411	:	3623	=	100	:	106

Ich bemerke nochmals, dass meine Zählungen durchaus nicht hinreichen, um uns ein sicheres Urtheil über die Variationsbreite zu gestatten. Sieben Linsen von Triton, drei vom Salamander, vier von der Eidechse, zwei von der Blindschleiche, vier von der Katze etc. sind selbstverständlich viel zu wenig, um auch nur einigermaßen sicher eine obere und eine untere Grenze für die Lamellenzahl angeben zu können. Die angeführten Zahlen haben also nur in so fern einen Werth, als sie zeigen, wie groß zum mindesten die Variationsbreite ist, sie zeigen aber nicht die wirkliche, die maximale Breite.

Sehr interessant ist, dass selbst bei sehr großer Lamellenzahl die Unterschiede zwischen den beiden Linsen eines und desselben Thieres nur sehr geringe, fast verschwindende sind. So habe ich, wie früher angegeben wurde, in der einen Linse eines Meerschweinchens 1131, in der anderen 1123 Lamellen gezählt; bei einem Kaninchen betrug die Zahl in der einen Linse 2551, in der anderen 2569; bei einer Katze endlich zählte ich sogar in beiden Linsen eines und desselben Thieres genau gleich viel, nämlich 3411 Lamellen. Es setzt dies natürlich eine ungemein genaue Arbeit während der Entwicklung voraus.

Es wurde früher erwähnt, dass schon durch eine einzige Zelltheilung, welche in früher Zeit in der Zone vor den meridionalen Reihen erfolgt, die Zahl dieser Reihen und damit auch die Zahl der Radiärlamellen vergrößert werden kann. Es ist daher auch klar,

dass relative und absolute Variationsbreite der Gesammtzahl der Linsenfasern sehr viel größer sein müssen, als die Variationsbreite der Radiärlamellen. Ich habe in mehreren Fällen versucht, in der oben angegebenen Weise die Gesammtzahl der Fasern einer Linse zu berechnen, oder, richtiger gesagt, zu schätzen. So unsicher diese Schätzungen sind, so will ich doch ein paar davon mittheilen.

Beim Eichhörnchen kommen in einer Radiärlamelle ungefähr 350 Fasern auf eine Strecke von 1 mm Länge; bei einem Radius von 2,1 mm würde also die Faserzahl einer Lamelle 735 betragen; bei 1286 Lamellen würde das eine Gesammtzahl von 945210 Fasern geben. In der Eichhörnchenlinse mit 1332 Lamellen, deren Äquatorialdurchschnitt einen Radius von 2,16 mm hatte, würde die Zahl der Fasern einer Lamelle 756, die Gesammtzahl der Fasern also 1006992 betragen. Bei der Katze kommen ungefähr 290 Fasern auf 1 mm einer Radiärlamelle. Unter Zugrundelegung dieser Zahl und bei Berücksichtigung der Länge des Radius eines Äquatorialschnittes habe ich für die Katzenlinse mit 3411 Lamellen 4945950 und für die Linse mit 3623 Lamellen 5778685 Fasern berechnet. Nun vergleichen wir wieder relative und absolute Variationsbreite mit einander:

	Kleinste Faserzahl		Größte Faserzahl		Relative Variationsbreite		
Eichhörnchen	945 210	:	1 006 992	=	100	:	106
Katze	4 945 950	:	5 778 685	=	100	:	116

Vielleicht sind derartige Berechnungen oder Schätzungen, so unsicher sie sind, doch geeignet, zum Nachdenken und zur weiteren Verfolgung dieser Fragen anzuregen.

Die Zahl der Zellen eines Organismus oder eines Organs hängt natürlich mit der Theilungsfähigkeit derselben aufs innigste zusammen. Sie kann nur so lange zunehmen, als die Zellen theilungsfähig sind. Damit ist aber keineswegs gesagt, dass das Wachsthum aufhören müsse, wenn die Theilungsfähigkeit der Zellen erlischt. Vielmehr kann ein Organ oder auch ein ganzer Organismus noch lange wachsen, wenn auch seine Zellen die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren, längst verloren haben. Die Vorgänge, welche sich beim Wachsthum der Zellen abspielen, sind eben andere als die, welche wir bei einer Theilung ablaufen sehen. Es ist oft gesagt worden, die Fortpflanzung — und hierher gehört doch auch die Vermehrung der Zellen durch Theilung — sei ein Wachsthum

über das individuelle Maß hinaus. So richtig dieser Satz für gewisse Vermehrungsarten der Organismen höherer Ordnung, namentlich der Personen sein mag, so trifft er doch für die Organismen erster, niedrigster Ordnung, für die Zellen, nur unter der Voraussetzung zu, dass sie ein selbständiges Leben führen, wie etwa die einzelligen Organismen; er trifft aber nicht mehr zu, wenn es sich um Zellen handelt, welche einem höheren Ganzen untergeordnet sind. Das Wachsthum einer Zelle kann hier die Theilungsfähigkeit lange überdauern.

Auch hierfür bieten die Linsenfasern ein sehr lehrreiches Beispiel. Ihre Wachsthumsenergie ist mit dem Erlöschen der Theilungsfähigkeit noch keineswegs erschöpft. Auf Grund meiner Beobachtungen an Amphibien glaubte ich zu der Annahme berechtigt zu sein, dass das Aufhören des Wachsthums der Linsenfasern mit dem Kernschwund in causale Beziehung zu setzen sei. Meine weiteren Untersuchungen haben aber gezeigt, dass dies nicht der Fall ist. Wir haben einen Fall kennen gelernt, wo die Kerne erhalten bleiben, obwohl die Fasern aufgehört haben, zu wachsen. Beim Chamäleon enthalten auch die innersten Linsenfasern noch sehr chromatinreiche Kerne, und auch sonst sind bei den Sauriern und Vögeln sehr häufig Kernreste, allerdings ohne chromatische Substanz, auch in den Centralfasern noch nachweisbar. Die Kerne werden daher wohl nicht in erster Linie mit dem Wachsthum, sondern mit gewissen Stoffwechselvorgängen in Beziehung zu bringen sein, welche vom Wachsthum unabhängig sind. Übrigens will ich auf diese Frage hier nicht näher eingehen.

Man ist sehr gern geneigt anzunehmen, dass die Zellen des Körpers sich fortwährend ersetzen, dass während des ganzen Lebens alte gegen neue ausgetauscht werden. Ein solcher Wechsel, ein solcher Ersatz, findet aber gewiss nur in beschränktem Maße statt. Er betrifft zunächst die Oberflächenepithelien, welche in der That während des ganzen Lebens durch neue ersetzt werden können; er betrifft wohl auch die Blutkörperchen, von denen immer ein großer Theil zu Grunde geht und daher durch neue ersetzt werden muss; er betrifft aber gewiss nur einen verhältnismäßig kleinen Theil der Zellen, welche den Körper aufbauen. Von den Linsenfasern können wir sagen, dass wir dieselben Zellen, welche wir schon als ganz junge Embryonen besessen haben, durch das ganze Leben mit uns tragen. Zu den alten Zellen sind zahlreiche neue gekommen, aber die alten sind nicht abgestoßen und durch neue ersetzt worden. Und

ganz dasselbe gilt wohl auch von zahlreichen anderen Zellen des Körpers, von Knochen-, Knorpel-, Bindegewebszellen etc. Vor Allem aber kommen hier die Nervenzellen in Betracht. Eine Nervenzelle, welche sich bereits vollständig differenzirt hat, bleibt durchs ganze Leben erhalten; daher ist auch, wie OBERSTEINER sagt, »eine Regeneration von Ganglienzellen an Stellen, wo sie durch irgend einen krankhaften Process zerstört wurden, mit großer Wahrscheinlichkeit auszuschließen.« Nur unter pathologischen Verhältnissen kann es noch zu Theilungen bereits bestehender Nervenzellen kommen, aber diese werden nicht in der Weise leitungsfähig und können nicht jene Funktionen übernehmen, welche normale Nervenzellen ausüben.

Ich möchte mit diesem Verhalten der Nervenzellen eine Thatsache in Zusammenhang bringen, welche von jeher die Embryologen beschäftigt hat und schon wiederholt zum Ausgangspunkt für verschiedene entwicklungsgeschichtliche Hypothesen genommen worden ist. Es ist dies die außerordentliche Mächtigkeit und der geradezu kolossale Zellenreichthum der Anlage des Centralnervensystems junger Embryonen. Die Bausteine, welche das Nervensystem zusammensetzen und seine komplicirten Leistungen später übernehmen sollen, müssen schon früh herbeigeschafft werden, schon zu einer Zeit, in welcher die Zellen noch theilungsfähig sind, wo also die Differenzirung der Elemente noch nicht begonnen hat, da später eine Vermehrung ausgeschlossen erscheint. So wird also beim Nervensystem die definitive Zellenzahl verhältnismäßig früh erreicht, früher als bei den meisten anderen Organen. — Auch diese mächtige Entfaltung des Centralnervensystems jüngerer Embryonen kann ich nicht als den Ausdruck einer »Zielstrebigkeit« anerkennen, sondern ich möchte vielmehr annehmen, dass individuelle Variationen der Zellenzahl in frühen Stadien der Entwicklung die unmittelbare Veranlassung zur Weiterbildung des Nervensystems gegeben haben. — Jeder weiß, was für ein wichtiger formgebender und formbestimmender Faktor das Centralnervensystem der Embryonen ist; die ganze Körperform wird bis in eine relativ späte Entwicklungsperiode hinein davon beeinflusst. Den Grund davon erblicke ich also in der Thatsache, dass die Zellen nur bis zu einem gewissen Stadium der Entwicklung ihre Theilungsfähigkeit bewahren.

Ganz dasselbe gilt auch von der Retina; auch hier muss erst das Rohmaterial herbeigeschafft werden, bevor mit der weiteren Bearbeitung desselben begonnen werden kann. Erst wenn die definitive Zellenzahl erreicht ist und keine weiteren Theilungen mehr

nöthig erscheinen, beginnt die Differenzirung der die Anlage zusammensetzenden Elemente.

Ganz anders verhalten sich in dieser Hinsicht solche Organe, deren wichtigster und wesentlichster Bestandtheil Oberflächenepithelien sind. Sie sind durch lange Zeit ungemein zellenarm, sie können sich, wenn ich so sagen darf, mit ihrer Entwicklung Zeit lassen, denn ihre Zellen sind theilungsfähig bis ins späte Alter. Es ist im höchsten Grade auffallend, wie wenig umfangreich und zellenarm durch lange Zeit der Darm im Vergleich mit dem Centralnervensystem ist und wie spät z. B. auch die Differenzirung der Haut und ihrer Anhänge beginnt.

Mit der Zahl der Zellen hängt ihre Größe oft so innig zusammen, dass es kaum möglich ist, beide Fragen getrennt zu behandeln. Jeder Histologe weiß, wie außerordentlich verschieden die Größe der Zellen bei verschiedenen Thieren ist; jedem ist die Thatsache geläufig, dass unter allen Wirbelthieren die urodelen Amphibien weitaus die größten Zellen besitzen und dass sie sich gerade durch diese Eigenthümlichkeit in so vorzüglicher Weise zu histologischen Untersuchungen eignen. Es ist gewiss sehr auffallend, dass innerhalb einer so eng begrenzten Klasse, wie es die Amphibien sind, die einen sehr große, die anderen sehr kleine Formelemente besitzen. Da die Urodelen zweifellos die tiefer stehenden, die Anuren die höher stehenden Formen repräsentiren, so könnte man sich leicht zu dem Schlusse veranlasst fühlen, dass große Gewebselemente für tiefer stehende, kleine für höher stehende Formen charakteristisch sind. In dieser Allgemeinheit wäre aber dieser Satz gewiss nicht richtig. Wir wissen, dass sich der Amphioxus durch ganz besonders kleine Formelemente auszeichnet und dass auch die Cyclostomen und Fische in Beziehung auf ihre Zellgröße weit hinter den urodelen Amphibien zurückbleiben. Aber es wäre doch immerhin möglich, dass innerhalb einer sehr eng begrenzten Gruppe auch sonst — also abgesehen von den Amphibien — bei gleicher Körpergröße die tiefer stehenden Formen sich durch größere Gewebselemente von den höher stehenden unterschieden.

Die Zellen sind Arbeiter; je größer ihre Zahl, um so größer wird, ceteris paribus, auch die Summe der Arbeit sein, welche sie zu leisten vermögen. Nun kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Summe von Arbeit, welche das Leben eines Pferdes repräsentirt, außerordentlich viel größer ist als etwa die, welche das Leben eines Eichhörnchens oder einer Maus repräsentirt. Um diese Summe von Arbeit zu leisten, ist eine gewisse Zahl von Zellen nöthig. So wer-

den wir schon a priori erwarten dürfen, dass ein größeres Thier von bestimmter Organisation, d. h. von einer bestimmten Differentiation seiner Zellen, im Allgemeinen aus mehr Zellen bestehen wird, als ein kleineres Thier von derselben Organisationshöhe; die Größe der Zellen wird aber in beiden Fällen die gleiche oder nahezu die gleiche sein. Stehen dagegen zwei Formen, die wir mit Rücksicht auf die Zahl und Größe ihrer Zellen mit einander vergleichen, auf verschiedener Organisationsstufe, mit anderen Worten, ist die Differentiation ihrer Zellen eine verschiedene, so werden wir, wenn beide Formen die gleiche Körpergröße besitzen, bei der tiefer stehenden weniger, aber größere, bei der höher stehenden mehr, aber kleinere Zellen erwarten dürfen. — Diese Erwartungen treffen in der That vollkommen zu. Eine Salamandra maculosa hat ungefähr dieselbe Körpergröße wie eine Zauneidechse; sie steht aber auf einer viel tieferen Organisationsstufe, d. h. ihre Gewebe sind viel weniger differenzirt als bei der Eidechse. Die Zellenzahl eines Salamanders ist daher auch eine sehr viel geringere als die einer Eidechse. Maus und Pferd dagegen stehen in Beziehung auf ihre Gesammtorganisation ungefähr auf gleicher Höhe; ihre Körpergröße ist aber sehr verschieden. Nun ist die Größe der Zellen bei beiden ungefähr die gleiche und nur die Zahl ist eine außerordentlich verschiedene[1].

Ich habe auf die Beziehungen zwischen Zahl der Zellen einerseits und Funktion andererseits schon vor drei Jahren bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier[2] hingewiesen und gezeigt, dass von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere die Größe der Harnkanälchen konstant ab- und die Zahl derselben und damit auch die Zahl der Zellen konstant zunimmt. Bei der Untersuchung des Baues der Linse habe ich auf diesen Gegenstand wieder mein Augenmerk gerichtet und bin in dieser Beziehung zu einigen interessanten Ergebnissen gelangt.

Um zu sehen, ob und welchen Einfluss die Körpergröße eines Thieres auf die Zahl und Größe seiner Zellen nimmt, habe ich vor Allem die Linsen von Hunden verschiedener Rasse und verschiedener

[1] Ich habe hier in Betreff der Linse die Größe der Zellen des Linsenepithels und nicht die Länge und Breite der Fasern im Auge. Die Linsenfasern sind bei der Maus nicht bloß schmäler, sondern namentlich viel kürzer als beim Pferd.

[2] Vgl. Morph. Jahrb. Bd. XXIV oder III. Abhandlung der Theorie des Mesoderms. Leipzig 1897.

Körpergröße untersucht. Nun hat sich freilich herausgestellt, dass die Linse in dieser Hinsicht nicht ganz so günstig ist, als ich erwartet hatte, und zwar desshalb nicht, weil ihre Größe bei Hunden verschiedener Rasse nicht in dem Grade verschieden ist, als man nach der Verschiedenheit der Körpergröße erwarten sollte. Schon KOSCHEL hat auf diese Thatsache, wenigstens, was die ganzen Bulbi betrifft, aufmerksam gemacht; er sagt: »Es ist erstaunlich, wie wenig die Bulbi kleiner Hunderassen denen sehr großer nachstehen; so stellen sich die verschiedenen Durchmesser: horizontal, vertikal und Augenachse, bei kleinen (Dachshunden, Pinschern, Möpsen) auf 19,7, 18,7 und 20,0 mm, während die entsprechenden Linien bei großen 24,0, 23,0 und 24,2 mm messen[1]«. Immerhin sind aber Unterschiede vorhanden und, wenn sie auch nicht sehr groß sind, so werden wir doch auch entsprechende Unterschiede in der Zahl der Linsenfasern erwarten dürfen. Wie früher mitgetheilt wurde, habe ich nun bei einem Hund von 5220 g Körpergewicht 2915 Radiärlamellen gezählt, bei einem solchen von 5920 g Körpergewicht 2894, bei einem dritten von 9500 g 3190, und endlich bei einem vierten von 20200 g 3330. Die beiden Hunde kleiner Rasse hatten also die geringste Zahl von Lamellen, dann folgte der Hund der mittelgroßen Rasse, und die größte Zahl besaß der Hund der großen Rasse. Was von den Radiärlamellen gilt, gilt natürlich auch von den Linsenfasern, ja, es müssten die Unterschiede hier noch mehr in die Augen springen, als es bei den Radiärlamellen der Fall ist.

Nun handelte es sich noch darum, die Größe der Linsenfasern zu bestimmen. Ich habe in untenstehender Textfig. 132 je 30 Faserbreiten der vier untersuchten Hunde neben einander gestellt. Die beistehen-



Textfig. 132.

den Zahlen geben die Zahl der Radiärlamellen, und die in Klammern beigefügten den Äquatorialdurchmesser der Linsen (nach dem Schnitte gemessen) an. Es ist auffallend, dass der kleinste Hund die breitesten Fasern hatte; seine Linsen waren aber auch erheblich größer als die des nächstgrößeren Hundes. Im Ganzen und Großen sind aber die

[1] l. c. p. 66.

Breitenunterschiede der Fasern so gering, dass man sie, wenn man es mit einzelnen Fasern zu thun hätte, kaum bemerken würde. — Nun ist natürlich auch die Länge und Dicke der Fasern zu beachten. Was die Dicke betrifft, so dürften kaum irgendwelche Unterschiede vorhanden sein; die Länge muss natürlich je nach der Größe der Linsen etwas verschieden sein. Da aber die Größenunterschiede der Linsen im Ganzen nur unbedeutende sind, so werden auch die Längenunterschiede der Fasern nur geringe sein. Ich glaube, dass wir nicht weit fehl gehen, wenn wir sagen, dass die Größe der Linsenfasern bei den verschiedenen Hunden ziemlich die gleiche ist.

Ich habe nun von jedem der Hunde noch Stücke der Leber und der Niere untersucht und auf die Größenunterschiede der Zellen geachtet. Manchmal schien es mir, als ob die Zellen bei dem größten Hunde größer wären, als bei den kleineren Hunden; aber andere Stellen der Präparate zeigten wieder andere Bilder und ließen eher das Gegentheil vermuthen. Es ist in der That ungemein schwer, zu einem absolut sicheren Urtheile zu gelangen; aber jedenfalls darf man sagen, dass, wenn überhaupt Größenunterschiede vorhanden sind, dieselben nur ganz unbedeutend sein können. Ich gelange daher zu dem Schlusse, dass kleine Hunde weniger Zellen besitzen als große, dass aber die Größe der Zellen bei allen die gleiche oder doch nahezu die gleiche ist.

Nach den in der vorliegenden Arbeit mitgetheilten Ergebnissen könnte ich hier noch zahlreiche andere Beispiele anführen, welche zeigen, dass innerhalb einer eng begrenzten Gruppe die Größe der Zellen eine bestimmte ist, dass aber ihre Zahl je nach der Körpergröße der einzelnen Arten schwankt.

Von zoologischer Seite scheint man diesen Fragen bisher wenig oder gar keine Beachtung geschenkt zu haben. Dagegen haben die Botaniker bereits begonnen, sich mit denselben zu beschäftigen. So hat im Jahre 1893 JULIUS SACHS eine Arbeit über die Beziehungen der specifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation[1] veröffentlicht, in welcher er auf die physiologische Bedeutung der Größe und Zahl der Zellen hinwies. Schon ein Jahr vorher war auf Veranlassung SACHS' in Würzburg die Preisfrage gestellt worden: »Es sind zahlreiche Messungen anzustellen, welche Auskunft darüber geben, ob und in wie fern Beziehungen zwischen dem Volumen der Zellen

[1] JUL. SACHS, Physiologische Notizen. Flora oder allg. botan. Zeitung. Jahrg. 1893.

und dem Volumen der Pflanzenorgane bestehen?« Der Lösung dieser Frage hat sich E. AMELUNG [1] unterzogen; ich will von seinen Resultaten nur dasjenige hervorheben, das für uns nach dem früher Mitgetheilten das interessanteste ist. Es lautet: »Verschieden große Organe gleicher Art desselben Pflanzenindividuums bestehen aus Zellen von gleicher oder nahezu gleicher Größe.« Zu ähnlichen Resultaten ist STRASBURGER [2] gelangt. Er sagt: »Nicht die Zellengröße, nur die Zellenzahl wird durch die verschieden kräftige Ausbildung eines Individuums und seiner Glieder beeinflusst.« Es braucht nicht erst betont zu werden, dass diese Resultate, was ihre physiologische Bedeutung betrifft, in vollem Einklang mit unseren eigenen stehen.

Eine solche Übereinstimmung zwischen thierischen und pflanzlichen Zellen in Beziehung auf ihre Größe und Zahl lässt den Schluss zu, dass wir hier einer Erscheinung von principieller Bedeutung gegenüber stehen.

---

[1] ERICH AMELUNG, Über mittlere Zellengrößen. Flora oder allg. botan. Zeitung. Jahrg. 1893.

[2] ED. STRASBURGER, Histologische Beiträge. Heft V. Über das Saftsteigen. Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Jena 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVIII.

Entwicklung der Linse von Pristiurus melanostomus. Vergr. der Figg. 1 bis 12 215mal.

Fig. 1. Embryo mit 45 Urwirbeln.
Fig. 2. Embryo mit 49—50 Urwirbeln.
Fig. 3. Embryo mit 52 Urwirbeln.
Fig. 4. Embryo mit 55 Urwirbeln.
Fig. 5. Embryo mit 63 Urwirbeln.
Fig. 6. Embryo mit 63—64 Urwirbeln.
Fig. 7. Embryo mit 66—68 Urwirbeln.
Fig. 8. Embryo mit ca. 74 Urwirbeln.
Fig. 9. Embryo mit 87 Urwirbeln.
Fig. 10. Embryo mit ca. 95 Urwirbeln.
Fig. 11. Ca. 17 mm langer Embryo.
Fig. 12. 19 mm langer Embryo.
Fig. 13. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen Mustelus laevis. 570mal vergr. *r*, Stelle, an der die meridionalen Reihen beginnen; *eg*, ungefähre Grenze des Epithels.

Tafel XXIX.

Bau der Selachierlinse.

Fig. 1. Auge eines 12 mm langen Embryo von Torpedo marmorata. 215mal vergr.

Fig. 2. Linse eines 15 mm langen Embryo von Torpedo marmorata. 215mal vergr.

Fig. 3. Linse eines 18 mm langen Embryo von Torpedo marmorata. 215mal vergr.

Fig. 4. Äquatorialschnitt durch die Linse eines Pristiurus-Embryo von 24 mm Länge. *ep*, Linsenepithel; *f*, Linsenfasern.

Fig. 5. Äquatorialschnitt durch das Auge eines Pristiurus-Embryo von 28 mm Länge. Schwache Vergrößerung. *l*, Linse; *N*, hintere Linsennaht; *r*, Retina; *t.n*, Tapetum nigrum; *pf*, Processus falciformis; *gk*, geschrumpfter Glaskörper.

Fig. 6. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen Mustelus laevis bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 7. Linsenepithel von der Mitte der Vorderfläche einer Linse von Mustelus laevis. 570mal vergr.

Fig. 8. Linsenepithel von der Epithelgrenze, mit den meridionalen Reihen (Mustelus laevis). 570mal vergr.

Fig. 9. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Scyllium catulus von ca. 14 cm Länge. 570mal vergr.

Fig. 10*a*. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Mustelus

laevis (Linse von ca. 6,3 mm Äquatorialdurchmesser mit 2200 Radien). 570mal vergr. Von der Oberfläche.

Fig. 10*b*. Aus demselben Schnitt aus größerer Tiefe.

Fig. 11. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Pristiurus melanostomus (Linse von 8 mm Äquatorialdurchmesser mit 2009 Radien). 570mal vergrößert.

Fig. 12. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Spinax niger (Linse 6,1 mm im Äquatorialdurchmesser, 1172 Radien). 570mal vergr.

Fig. 13. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Chimaera monstrosa (Linse 13,3 mm im Äquatorialdurchmesser, 3880 Radien). 570mal vergrößert.

Fig. 14. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Acanthias vulgaris (Linse 6,3 mm im Äquatorialdurchmesser, 1747 Radien). 570mal vergr.

Fig. 15. Aus einem Äquatorialschnitt durch eine Linse von Raja asterias (Linse ca. 4,5 mm im Äquatorialdurchmesser, 1211 Radien). 570mal vergr.

Fig. 16. Aus derselben Linse. Unregelmäßigkeiten der Radiärlamellen. 570mal vergr.

Tafel XXX.

Entwicklung des Auges von Siredon pisciformis.

Fig. 1—10. Zehn Entwicklungsstadien in gleicher Orientirung bei 215-facher Vergr.

Fig. 10*a*. Anschnitt der Linse des Auges der Fig. 10. Vergr. 215.

Fig. 11. Schnitt durch den Kopf eines missbildeten Axolotl-Embryo mit 33—34 Urwirbeln. Schwache Vergr. *ab*, rechte, *ab*^{1}, linke sekundäre Augenblase; *l*, Linse im Anschnitt; *l*^{1}, Verdickung des Ektoderms.

Tafel XXXI.

Bau der Amphibienlinse.

Fig. 1. Linsenanlage eines 8 mm langen Embryo von Salamandra atra. 260mal vergr.

Fig. 2. Retina einer 15 mm langen Axolotl-Larve. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. *nf*, Nervenfaserschicht; *gz*, Ganglienzellenschicht; *ir*, innere reticuläre Schicht; *ik*, innere Körnerschicht mit einigen Kernen von Stützfasern; *ar*, äußere reticuläre Schicht; *ak*, äußere Körnerschicht; *st*, Stäbchenzapfenschicht (drei Zapfen, sechs Stäbchen).

Fig. 2*a*. Entwicklungsstadien der Neuroepithelzellen aus der Grenze der Pars optica retinae einer Axolotl-Larve von 16,5 mm Länge. Dieselbe Vergr.

Fig. 3. Linsenepithel von Salamandra maculosa (erwachsen) von der Epithelgrenze mit drei meridionalen Reihen. 260mal vergr.

Fig. 4. Linsenepithel von Rana esculenta (erwachsen) von der Epithelgrenze mit dem Anfang von sechs meridionalen Reihen. 260mal vergr.

Fig. 5. Linse einer ca. 6 cm langen Larve von Triton cristatus. Etwas schief gesehen, so dass der vordere Linsenpol unter die Ebene der Tafel zu liegen kommt. Die Zellen der meridionalen Reihen sind etwas zu schmal ausgefallen. 130mal vergr.

Fig. 6. Einige meridionale Reihen einer eben solchen Linse. Vergr. 260mal.

Fig. 7 und 8. Dessgleichen. In den Figg. 6, 7 nnd 8 sind die meridionalen Reihen nach rechts zu nicht ganz vollständig.

Fig. 9. Äquatorialschnitt durch eine Linse einer ca. 6 cm langeu Larve von Triton cristatns. 260mal vergr.

Fig. 10. Aus der Kernzone eines 18 cm langen Axolotl. Meridionalschnitt. Nahe dem Epithelrand. 570mal vergr. Apochr. Ölimm.

Fig. 11. Aus einem Meridionalschnitt durch die Linse einer erwachsenen Salamandra macnlosa. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. Fig. 11*a* von der Epithelgrenze; Fig. 11*b* von der Mitte der Vorderfläche.

Fig. 12. Ans einem Meridionalschnitt durch die Linse einer erwachsenen Bufo variabilis. 130mal vergr.

Fig. 13. Aus demselben Schnitt. 570mal vergr. Apochr. Ölimm. Fig. 13*a* von der Epithelgrenze; Fig. 13*b* von der Mitte der Vorderfläche.

Tafel XI.

Entwicklung der Linse der Reptilien.

Fig. 1. Linsenanlage eines Embryo von Lacerta agilis mit 24 Urwirbelu. 215mal vergr.

Fig. 2. Linsenanlage eines Embryo von Lacerta agilis mit 27 Urwirbeln. 215mal vergr.

Fig. 3. Linsenanlage eines Embryo mit derselben Urwirbelzahl, wie der vorige. 215mal vergr.

Fig. 4. Linsenbläschen eines Embryo von Lacerta agilis mit 29 Urwirbeln. 215mal vergr.

Fig. 5. Linsenbläschen eines Embryo von Lacerta agilis mit 33 Urwirbeln. 215mal vergr.

Fig. 6. Linse eines Lacerta-Embryo mit 47—48 Urwirbeln. 215mal vergr.

Fig. 7. Linse eines 2,2 cm langen Embryo von Lacerta agilis. 130mal vergr.

Fig. 8. Ein Theil des Schnittes bei 260facher Vergrößerung.

Fig. 9. Linse eines 3,6 cm langen Embryo von Lacerta agilis. 130mal vergr.

Fig. 10. Ein Theil des Schnittes bei 260facher Vergrößerung.

Fig. 11. Linse eines 5,6 cm langen Embryo von Lacerta agilis. 130mal vergr.

Fig. 12. Linsensäckchen eines Embryo von Tropidonotns natrix. 215mal vergr.

Fig. 13. Linsenbläschen eines etwas älteren Embryo von Tropidonotus natrix. 215mal vergr.

Fig. 14. Linse eines weit entwickelten Embryo von Tropidonotus natrix. 130mal vergr.

Fig. 15. Anschnitt dieser Linse; stärker vergrößert.

Tafel XII.

Zum Bau der Linse der Reptilien.

Fig. 1. Epithelgrenze von Lacerta viridis mit den meridionalen Reihen. Oberflächenansicht. 215mal vergr.

Fig. 2. Meridionalschnitt durch den Ringwulst und die Kernzone von Lacerta viridis. 97mal vergr.

Fig. 3. Meridionalschnitt dnrch den Ringwulst und die Kernzone eines jungen Exemplares von Emys europaea. 97mal vergr.

Fig. 4. Fasern aus der Mitte des Ringwulstes von Lacerta viridis. 570mal vergr.

Fig. 5. Dessgleichen von Lacerta faraglionensis. 570mal vergr.

Fig. 6. Dessgleichen von Lacerta muralis. 570mal vergr.

Fig. 7. Dessgleichen von Platydactylus mauritanicus. 570mal vergr.

Fig. 8. Dessgleichen von Emys europaea; junges Exemplar. 570mal vergr.

Fig. 9. Dessgleichen von einem 25,3 cm langen Alligator mississipiensis. 570mal. vergr.

Fig. 10. Dessgleichen von Pseudopus Pallasii. 570mal vergr.

Fig. 11. Meridionalschnitt durch die Epithelgrenze und den Anfang der Kernzone von Pseudopus Pallasii. 215mal vergr.

Fig. 12. Meridionalschnitt durch die Epithelgrenze und den Anfang der Kernzone von Lacerta muralis. 570mal vergr.

Fig. 13. Drei Querschnitte durch die Ringwulstfasern von Lacerta agilis. (Aus drei Tangentialschnitten durch die Linse.) 570mal vergr. Fig. 13 *a* vierter, Fig. 13 *b* achter, Fig. 13 *c* sechzehnter Schnitt.

Fig. 14. Epithelfasern aus der Mitte der Vorderfläche der Linse von Zamenis viridiflavus. 570mal vergr.

Tafel XIII.

Entwicklung der Linse der Ente. 250mal vergr.

Fig. 1. Linsenanlage eines Embryo mit 23 Urwirbeln.

Fig. 2. Linsengrube eines Embryo mit 25 Urwirbeln.

Fig. 3. Linsensäckchen eines Embryo mit 29 Urwirbeln.

Fig. 4. Linsensäckchen eines Embryo mit 32 Urwirbeln.

Fig. 5. Eben abgeschnürtes Linsenbläschen eines Embryo mit 35—36 Urwirbeln.

Fig. 6. Linsenbläschen eines Embryo mit 43 Urwirbeln.

Fig. 7. Theil eines Meridionalschnittes durch die Linse eines 6 Tage 22 Stunden alten Embryo.

Fig. 8. Dessgleichen durch die Linse eines 10 Tage 6 Stunden alten Embryo.

Fig. 9. Dessgleichen durch die Linse eines 17 Tage 20 Stunden alten Embryo.

Tafel XIV.

Zum Bau der Linse der Vögel.

Fig. 1. Meridionalschnitt durch den Ringwulst und den Anfang der Kernzone des Wellenpapageis (Melopsittacus undulatus). 126mal vergr.

Fig. 2. Einige Ringwulstfasern desselben bei 263facher Vergrößerung.

Fig. 3. Meridionalschnitt durch die Epithelgrenze der Linse des Wellenpapageis. 540mal vergr.

Fig. 4. Meridionalschnitt durch den Ringwulst der Taube. 203mal vergr. *a*, *b* und *c* die drei Abschnitte des Ringwulstes.

Fig. 5. Einige Fasern desselben; schematisch.

Fig. 6. Äußeres Ende der Ringwulstfasern des Hühnerhabichts (Astur palumbarius). 540mal vergr.

Fig. 7. Spindeln des Ringwulstes des Hühnerhabichts. 540mal vergr.

Tafel XV.

Zum Bau der Linse der Vögel.

Fig. 1. Aus einem Äquatorialschnitt durch den Ringwulst der Taube. 203mal vergr. *cf*, Kontouren der Ciliarfortsätze.

Fig. 2. Äußere Enden der Ringwulstfasern der Taube, um ihre Biegungen zu zeigen. Etwas vor dem Scheitel des Ringwulstes. Aus einem Meridionalschnitt. 540mal vergr.

Fig. 3. Epithelgrenze der Taube mit den meridionalen Reihen. Oberflächenansicht. 540mal vergr.

Fig. 4. Stück eines Meridionalschnittes durch den Ringwulst des Hühnerhabichts. 110mal vergr.

Fig. 5. Stück eines Äquatorialschnittes durch den Ringwulst des Mauerseglers (Cypselus apus). 130mal vergr. *cf*, Ciliarfortsätze.

Fig. 6. Centralfasern der Taubenlinse im Meridionalschnitt. Ca. 480mal vergr.

Tafel XVI.

Zum Bau der Linse der Vögel.

Fig. 1. Sektor eines Äquatorialschnittes durch die Linse der Taube (ohne Ringwulst).

Fig. 2. Aus einem Äquatorialschnitt durch die Linse der Taube.

Fig. 3. Äquatorialschnitt durch die Centralfasermasse und einen Theil der Übergangszone der Uferschwalbe (Hirundo riparia).

Tafel I.

Entwicklung der Linse des Kaninchens.

Fig. 1—10 bei 260facher, Fig. 11 bei 183facher Vergrößerung.

Elf auf einander folgende Stadien der Linsenentwicklung.

Tafel II.

Entwicklung der Linse des Kaninchens. Fortsetzung; Mensch; Entwicklung und Bau der Linse des Maulwurfs.

Fig. 1—3 Kaninchen. Fig. 1 u. 2 bei 186facher, Fig. 3 bei 63facher Vergr.

Fig. 4. Linse eines 30—31 Tage alten menschlichen Embryo. 260fache Vergrößerung.

Fig. 5. Linse eines 9,7 mm langen Maulwurfembryo. 260fache Vergr.

Fig. 6. Linse eines 10,8 mm langen Maulwurfembryo. 260fache Vergr.

Fig. 7. Linse eines 14 mm langen Maulwurfembryo. 260fache Vergr.

Fig. 8. Linse eines 19 mm langen Maulwurfembryo. 260fache Vergr.

Fig. 9. Linse eines 25 mm langen Maulwurfembryo. 260fache Vergr.

Fig. 10. Meridionalschnitt durch die Linse eines erwachsenen Maulwurfs. 260fache Vergr.

Fig. 11. Schiefer Äquatorialschnitt durch eine ebensolche Linse. 260fache Vergr.

Tafel III.

Zur Entwicklung der Linse des Schweins.

Fig. 1—4 bei 63facher Vergr. Fig. 5 stärker vergr.

Fig. 1. Linse eines 26 mm langen Embryo.

Fig. 2. Linse eines 36 mm langen Embryo.
Fig. 3. Linse eines 50 mm langen Embryo.
Fig. 4. Linse eines 68 mm langen Embryo.
Fig. 5. Achsenfasern eines Embryo von 101 mm Länge.

Tafel IV.

Zum Ban der entwickelten Linse.

Fig. 3 bei 260facher Vergr., alle anderen Fignren bei 520facher Vergr.

Fig. 1. Linsenepithel des Rindes von der Epithelgrenze mit sechs meridionalen Reihen.

Fig. 2. Dasselbe vom Hnnd mit zehn meridionalen Reihen.

Fig. 3. Dasselbe vom Schwein mit 18 meridionalen Reihen.

Fig. 4—8. Meridionalschnitte dnrch die Epithelgrenze nnd den Anfang der Kernzone, und zwar Fig. 4 vom Schaf, Fig. 5 von der Gemse, Fig. 6 vom Eichhörnchen, Fig. 7 von der Ratte, Fig. 8 von Innns.

Fig. 9—14. Schnitte dnrch das Linsenepithel nnd die Kapsel in der Nähe des vorderen Linsenpoles, und zwar Fig. 9 vom Pferd, Fig. 10 vom Schaf, Fig. 11 vom Reh, Fig. 12 vom Eichhörnchen, Fig. 13 von der Ratte, Fig. 14 von Innns.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


6.
7.
l


12.